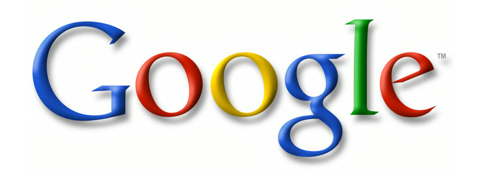
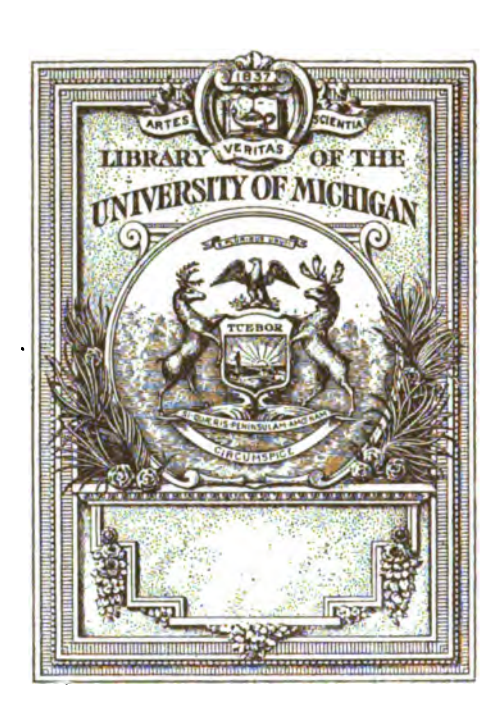
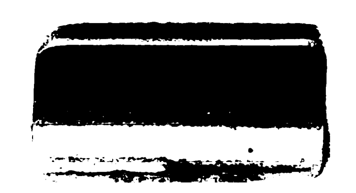





1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
CIRCUMSPICE





DIE

KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG

ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R. v. WETTSTEIN

ERSTER BAND

ALLGEMEINE BIOLOGIE

REDAKTION: † C. CHUN UND W. JOHANNSEN

UNTER MITWIRKUNG VON A. GÜNTHART



VERLAG VON B. G. TEUBNER IN LEIPZIG UND BERLIN 1915

ALLGEMEINE BIOLOGIE

REDAKTION: † C. CHUN UND W. JOHANNSEN
UNTER MITWIRKUNG VON A. GÜNTHART

BEARBEITET VON

E. BAUR · P. BOYSEN-JENSEN · P. CLAUSSEN · A. FISCHEL · E. GODLEWSKI
M. HARTMANN · W. JOHANNSEN · E. LAQUEUR · † B. LIDFORSS · W. OSTWALD
O. PORSCH · H. PRZIBRAM · E. RÁDL · O. ROSENBERG · W. ROUX · W. SCHLEIP
G. SENN · H. SPEMANN · O. ZUR STRASSEN

MIT 115 ABBILDUNGEN IM TEXT

VERLAG VON B. G. TEUBNER IN LEIPZIG UND BERLIN 1915

VORWORT

Der vorliegende erste Band der biologischen Abteilung der „Kultur der Gegenwart" ist einer gemeinverständlichen Darstellung der allgemeinen Biologie gewidmet und hat somit in erster Linie die Aufgabe, eine Schilderung der allgemeinen Erscheinungen des Lebens — darunter auch der fundamentalen materiellen Konstitution der lebenden Körper bzw. der organisierten Substanz — zu geben. Dazu gesellt sich aber naturgemäß die weitere Aufgabe, Ausblicke auf die Richtungen und Methoden der biologischen Forschung zu bieten. Ferner mußten die theoretischen Anschauungen über das Wesen und den Ursprung des Lebens hier behandelt werden. Hier zieht uns aber das Gesamt-Programm der „Kultur der Gegenwart" gewisse Grenzen. So wurde die Deszendenzlehre als Ganzes in Verbindung mit den systematischen biologischen Disziplinen im vierten Bande unserer Abteilung behandelt, während im vorliegenden Bande die enger begrenzte Vererbungslehre und andere für die Deszendenztheorien wichtige biologische Momente speziell berücksichtigt werden. Die von rein philosophischer Seite herrührenden Anschauungen über das Leben finden in dem Bande „Naturphilosophie" ihren Platz, wohingegen einige mehr direkt auf biologischem Boden fußende Auseinandersetzungen über Wesen des Lebens, über Zweckmäßigkeit u. a. hier aufgenommen sind, um auch spekulativen Richtungen in der allgemeinen Biologie Raum zu geben.

In bezug auf die ältere Geschichte sei auf die zweite Abteilung des Teiles III der „Kultur der Gegenwart" (Vorgeschichte der modernen Naturwissenschaft und Medizin) verwiesen. In dem hier vorliegenden Bande wird man dafür eine Skizze der Geschichte biologischer Anschauungen von Linnés Zeit bis auf die Darwinsche Epoche finden; und die für eine kritische Beurteilung spezieller Deszendenzfragen besonders wichtige Entwicklung des Begriffes der Homologie ist ebenfalls hier behandelt.

Die allgemeine Biologie läßt sich von mehr speziellen Gebieten der biologischen Forschung nicht scharf abgrenzen, denn ohne innige Fühlung mit der Einzelforschung würde eine allgemeine Biologie ihre tatsächlichen Grundlagen und somit ihre Berechtigung als Naturwissenschaft verlieren. Dementsprechend galt es, wo möglich Autoren zu gewinnen, die besondere, selbständig erworbene Einsicht in biologische Spezialgebiete mit offenem Sinn für die fundamentalen Probleme der allgemeinen Biologie verbinden. Die Wahl der Autoren mußte auch so getroffen werden, daß recht verschiedene Gesichtspunkte und Anschauungen — insofern sie als biologisch begründet oder wenigstens motiviert erscheinen — repräsentiert wurden. Eine einheitliche Darstellung ist schon aus diesem Grunde ausgeschlossen; der Band bildet vielmehr eine recht bunte Mosaik-Darstellung der allgemeinen Biologie. In diesem Mosaik wird hoffentlich kein wesentliches Element vermißt; daß

aber die einzelnen „Steine" nicht immer die ihrer Bedeutung adäquate Größe erhalten haben, muß zugegeben werden.

Die Repräsentation recht verschiedener Standpunkte durch die Autoren hat aber andererseits den Inhalt des vorliegenden Bandes sehr reich und anregend gemacht.

Besonders interessant wird wohl der Leser die höchst verschiedene Wertschätzung des Selektions-Gedankens sowie der Lamarckschen Auffassungen finden. Die gelegentliche Uneinigkeit der hier zusammenarbeitenden Autoren ist ja selbst ein Ausdruck des jetzigen Zustandes der biologischen Forschung, und mußte schon deshalb zu Wort kommen. Der einzelne Autor muß in dem Ringen der Ideen für sich selbst sprechen.

Da die zoologischen und botanischen Disziplinen in ihrer konventionellen Einteilung nicht völlig parallel laufen, konnten die beiden Gebiete oft nicht gleichmäßig repräsentiert werden. Dies gilt besonders in bezug auf die „Entwicklungsmechanik". Die botanische Seite dieser Forschungsrichtung ist sehr viel älter als die zoologische, und sie wurde von jeher als integrierender Bestandteil der Pflanzenphysiologie betrachtet. Dementsprechend wird sie unter dem Titel „Entwicklungsphysiologie" im botanischen Teil des dritten Bandes unserer Abteilung (Physiologie und Ökologie) dargestellt.

Das Register, auf welches die Redaktion besondere Sorgfalt verwendet hat, wird dazu helfen, sowohl einzelne Transgressionen der Artikel als auch die Meinungsdifferenzen der Autoren näher zu präzisieren und das Auffinden der Bedeutung der biologischen Termini zu erleichtern. So wird dieses Hilfsmittel die sämtlichen Artikel doch zu einem organischen Ganzen zusammenfassen und die Benutzung des Buches auch als Nachschlagewerk ermöglichen.

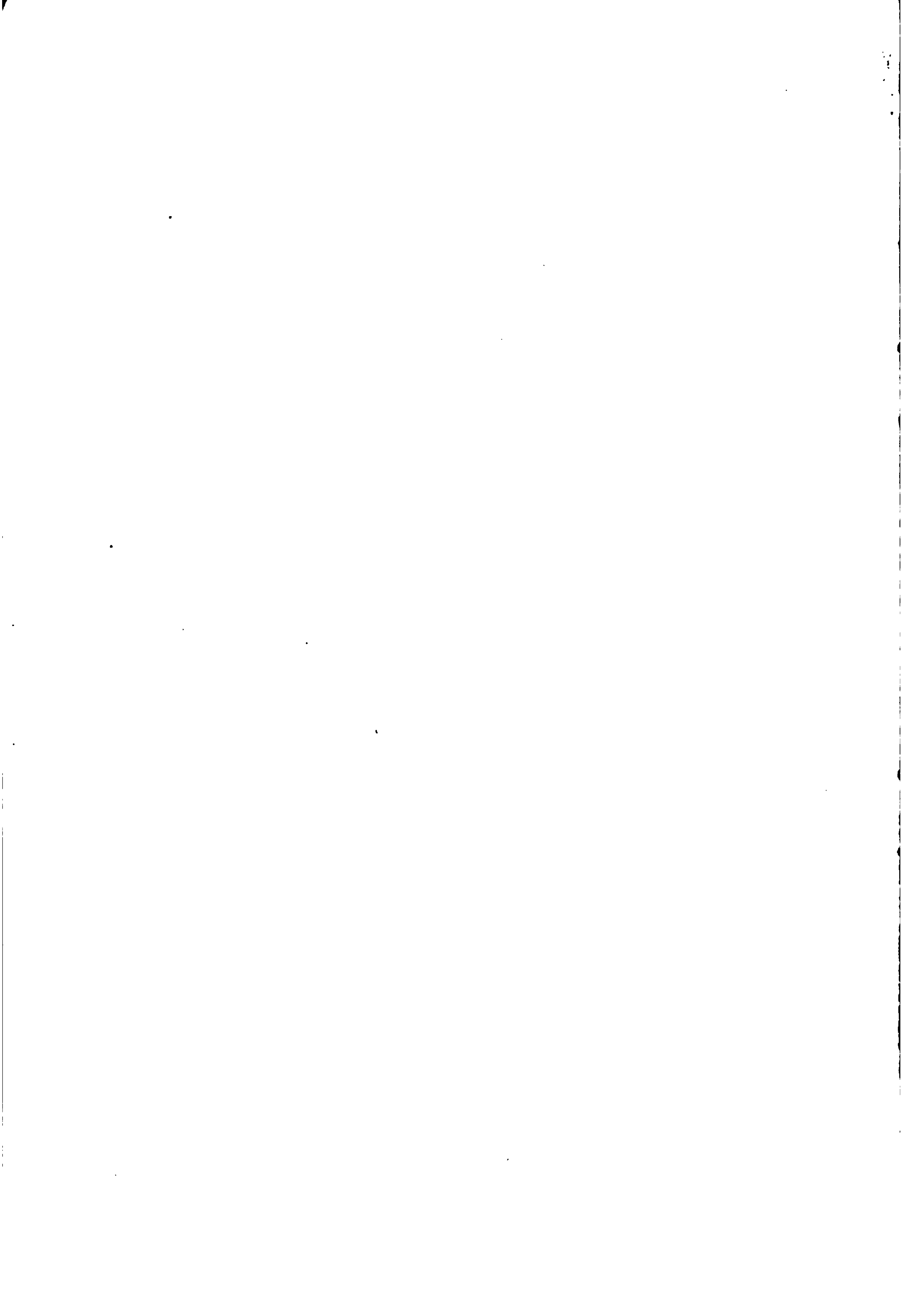
Mit dem Tode meines hochverehrten Kollegen, Geheimrat Professor Carl Chun, hat auch die Redaktion einen sehr schmerzlichen Verlust erlitten. Chun hatte sich mit regem Eifer an der Aufstellung des Plans und der Gewinnung der Autoren beteiligt; seine zunehmende Krankheit zog ihn aber mehr und mehr von der Arbeit ab. Die vorgenommenen Änderungen des ursprünglichen Plans fanden aber noch seine Billigung, und bis an seinen Todestag blieb er warm für die Sache interessiert. Leider hat der verstorbene hochverdiente Forscher keinen eigenen Beitrag zu unserem Bande geben können.

Auch unser Mitarbeiter Professor Bengt Lidforss, der reich begabte schwedische Biologe, wurde uns durch den Tod geraubt; die Korrektur seiner druckfertig revidierten Arbeiten wurde, mit strengster Einhaltung des Wortlauts, vom Unterzeichneten besorgt.

Beim Abschluß der Redaktionsarbeit muß ich allen den Herren Mitarbeitern für ihre bedeutenden Leistungen meinen herzlichen Dank aussprechen. Ganz besonders aber muß ich Herrn Dr. Günthart-Leipzig für seinen mit größtem Interesse und wärmster Liebe zur Sache durchgeführten oft recht schwierigen, umfassenden und wichtigen Anteil an der Redaktionsarbeit meinen besten Dank aussprechen.

Kopenhagen, Juli 1914. W. JOHANNSEN.

INHALTSVERZEICHNIS



ZUR GESCHICHTE DER BIOLOGIE VON LINNÉ BIS DARWIN.

Von

Em. Rádl.

I. Vor Darwin.

Linné und Buffon.

Das Zeitalter Ludwigs XIV. und das nachfolgende Jahrhundert führten in der Politik wie in der Wissenschaft die Ideale der Renaissance, allerdings in gemäßigter Form, wiederum ein (die Ideale, über die, sofern sie die Biologie betreffen, in der Abteilung „Die Vorgeschichte der modernen Naturwissenschaften und der Medizin" berichtet wurde); die Verfeinerung der Umgangsformen erlaubte zwar nicht mehr das Auftreten von wilden Stürmern nach der Art eines Paracelsus, war auch nicht sonderlich günstig einer so kühnen Wissenschaft, wie es diejenige der Vesals, Leonardos, Harveys war. Immerhin begann man freie, nach Weltruhm strebende Forscher zu würdigen und trug dadurch zu einem bedeutenden Aufschwung der Wissenschaft und auch der Biologie bei. Insbesondere haben Karl von Linné (1707—1778) und Louis L. Buffon (1707—1788) ihren Ruhm im 18. Jahrhundert begründet. Ihre Ideen übten noch weit in das 19. Jahrhundert hinein einen nachhaltigen Einfluß. An diese Ideen anknüpfend wollen wir die Schicksale der Biologie vom Ende des 18. Jahrhunderts bis zu der allgemeinen Anerkennung des Darwinismus — in allgemeinen Umrissen — verfolgen. Den Bericht über Einzelheiten findet der Leser in anderen Kapiteln dieses Werkes; die biologischen Lehren der nachdarwinschen Epoche werden im nachfolgenden Artikel des vorliegenden Bandes erörtert.

Linnés wissenschaftliches Ideal, eine möglichst große Breite des systematisch geordneten Wissens zu entwickeln, fand namentlich in Deutschland und England Anhänger, die fast noch ein ganzes Jahrhundert nach Linnés Auftreten in der Klassifikation und in gedrängter Beschreibung der Pflanzen und Tiere das höchste Ziel der Biologie erblickten. Dieses Ziel wurde leider nur mit dem Verzicht auf jede tiefere Erfassung der biologischen Probleme und auf die Plastizität der Darstellung erkauft. Buffon erkannte die Einseitigkeit seines großen schwedischen Rivalen; während man in Linné das Vorbild eines genialen Professors erblicken kann, der seine liebgewonnene Methode pünktlich bis zur Pedanterie durchführt, schwebte Buffon das Ideal eines Dilettanten vor Augen, der die Wissenschaft als feines geistiges Genußmittel pflegt. Mit Vorliebe behandelte er populäre Themen, wie z. B. die Fragen nach dem Ursprung der Welt, nach dem Alter der Erde, nach dem Entstehen großer

Tiere, nach dem Wesen der Zeugung usw. Der Einfluß seiner „Histoire naturelle" war sehr groß; in zahlreichen Auflagen verbreitete sich dieses großangelegte Werk über die ganze intelligente Welt, und die biologischen Probleme, die in späterer Zeit Cuvier, Pallas, Goethe, Lamarck im Anschlusse an Buffon beschäftigt haben, beweisen, daß Buffons Einfluß auch in der strengen Wissenschaft demjenigen des Linné nicht nachsteht.

Auffassung der Biologie im 18. Jahrhundert.

Die Biologie, die Tochter der medizinischen Wissenschaft, von der sie im Zeitalter der Renaissance noch nicht geschieden war, begann sich im 18. Jahrhundert zu emanzipieren und nach eigenem Willen zu leben; die Aufmerksamkeit der intelligenten Laienwelt, welche bisher allzu einseitig nur die mathematisch-physikalischen Disziplinen für ihres Interesses würdig gehalten hatte, lenkte sich allmählich auf sie. In ihren Theorien strebte diese Wissenschaft nach hohen Zielen, einzelne biologische Disziplinen waren jedoch wenig differenziert: Linné, Buffon, Haller, E. Darwin sowie andere Forscher jener Epoche waren Biologen im allgemeinen (nicht nur Zoologen, nur Botaniker, nur Physiologen); es war nur die natürliche Geistesanlage eines jeden Forschers, die Buffon mehr zur Zoologie, Linné mehr zur Botanik, E. Darwin zu Betrachtungen über die Lebensweise der Tiere und Pflanzen hinzog. Im allgemeinen herrschte gegen das Ende des 18. Jahrhunderts in der Wissenschaft die Vorliebe für die Beschreibung der Pflanzen und Tiere, daneben auch für die Anatomie; die Physiologie (namentlich die vitalistische Auffassung derselben in der berühmten Schule von Montpellier) gehörte damals noch gänzlich ins Gebiet der Medizin. Die Auffassung der Bildungsgeschichte des organischen Körpers wurde von flachen Präformations- (Einschachtelungs-) Lehren beherrscht; man nahm nämlich an, daß die Nachkommen als vollkommene winzig kleine Wesen im Körper der Eltern eingeschlossen sind und daß die Entwicklung in einem Heranwachsen bestehe. Es vertrat zwar C. F. Wolff (1733—1794), ein in Rußland wirkender deutscher Gelehrter, die epigenetische Theorie, nach der sich der Organismus erst während seiner Embryonalentwicklung allmählich heranbildet, doch wurde diese Lehre von den Zeitgenossen nicht beachtet.

Linnés wissenschaftliche Leistung bildete eher den Höhepunkt, den Schlußstein des durch vorangehende Jahrhunderte gezeitigten Strebens, weniger ein Programm für die Zukunft; Buffons Anschauungen wurden dagegen zu einer Quelle, welche mehrere wissenschaftliche Strömungen der nachfolgenden Zeit speisen sollte. Rasch erblühte im engen Anschluß an Buffon die vergleichende Anatomie oder Morphologie, gewissermaßen eine Kristallographie der lebenden Körper, die gesetzliche Beziehungen zwischen einzelnen Körperteilen aufsuchte. A. v. Haller in Deutschland, P. Camper in Holland, J. Hunter in England, Daubenton und Jussieu der Ältere in Frankreich wiesen bereits auf die Möglichkeit einer solchen Wissenschaft hin, der Pariser Arzt F. Vicq d'Azyr (1748–1794) begründete ihre Selbständigkeit in konkreten sowie in theoretischen Schriften; am Anfange des 19. Jahrhunderts erwuchs die Morphologie unter der Führung von Cuvier, Geoffroy,

Jussieu, Decandolle, Goethe und einer Reihe anderer Forscher zu einer hochangesehenen Wissenschaft.

Cuvier.

G. Cuvier (1760—1836) suchte in seinen Lehren die wissenschaftlichen Ziele, welche sich Linné und Buffon gesteckt hatten, zu vereinigen; überall ist er bekannt durch seine Klassifikation der Tiere nach einer „natürlichen" Methode, durch die Förderung der vergleichenden Anatomie, durch die Begründung der Paläontologie. An Buffon erinnert sein Prinzip, daß die Eigenschaften des tierischen Körpers, wie die formalen, so die funktionellen, in unlösbarem inneren Zusammenhange stehen, so daß die Veränderung einer Eigenschaft eine Veränderung sämtlicher anderer nach sich zieht: das Prinzip der Korrelation der Formen. Es gibt ferner nach ihm wesentliche und unwesentliche Teile; je wesentlicher, desto inniger sind sie mit der inneren Organisation des Tieres verbunden: die Charaktere sind einander, lehrte er, subordiniert; als die höchste, den Bau des ganzen Tieres bestimmende Eigenschaft bezeichnete er das Nervensystem, während z. B. die Farbe des Körpers nur in loser Korrelation mit anderen Merkmalen desselben stehen soll. Cuvier widmete viel Arbeit der anatomischen Zergliederung des Tierkörpers; er ist der erste Biologe der Neuzeit, der die Tiere konsequent vom anatomischen Standpunkt aus analysierte, indem er den Körper in Organe zergliederte und deren Lagebeziehung bestimmte. Doch war ihm die Anatomie nur ein Mittel zur (natürlichen) Klassifikation der Tiere, die er, im Anschlusse an Linné, als das letzte Ziel der Biologie betrachtete. Seine Einteilung des Tierreichs in vier Typen (Wirbeltiere, Weichtiere, Gliedertiere, Strahltiere) wurde zum Ausgangspunkt für alle späteren Klassifikationen.

Cuvier war auch der erste Paläontologe, denn was vor ihm über ausgestorbene Organismen geschrieben worden, waren nur Gelegenheitsbeobachtungen, Ahnungen oder Phantasien über die Entwicklung der Erde. Cuvier studierte nach seiner anatomischen Methode die Knochenreste aus den tertiären Ablagerungen der Pariser Umgebung und glaubte den Schluß ziehen zu müssen, daß unsere Erde mehrere großartige Revolutionen erlebt habe, durch die jedesmal das organische Leben auf weiten Erdgebieten vernichtet wurde; in die verödeten Gegenden sind dann neue Organismen aus den von der Katastrophe verschont gebliebenen Gebieten eingewandert; deshalb soll die Fauna und Flora der aufeinanderfolgenden Perioden (bis etwa auf vereinzelte Ausnahmen) voneinander gänzlich verschieden sein. Die Katastrophenlehre erfreute sich bald einer allgemeinen Anerkennung.

Als Paläontologe beachtete Cuvier an erster Stelle die Wirbeltiere, während sein Gegner J. B. Lamarck sich durch die Beschreibung der wirbellosen Tiere ausgezeichnet hat. Das Interesse für die neue Wissenschaft griff rasch um sich; die sonderbaren Formen der vorsintflutlichen Tiere und Pflanzen wurden der Laienwelt geschildert, und die Mutmaßungen über große Erdrevolutionen reizten die Phantasie der Gelehrten. Die Paläontologie erwuchs bald zu einer mächtigen Wissenschaft und verdrängte auf dem Kontinente die früher blühende mineralogische und tektonische Auffassung der Geologie. L. Agassiz, K. Vogt,

O. Heer, G. H. Bronn, R. Owen, J. Barrande und viele andere gehörten der Schule Cuviers an.

Andere französische Morphologen.

Ähnliche morphologische Grundsätze, wie Cuvier, legte seinen botanischen Arbeiten A. L. Jussieu (der Jüngere) zugrunde, als er sein natürliches Pflanzensystem zu begründen strebte. Während diese beiden Forscher die Anatomie nur als ein Mittel zum Aufbau des Systems der Organismen betrachteten, faßten der Zoologe E. Geoffroy-St.-Hilaire (1772—1844) und der Botaniker P. Decandolle (1778—1841) die Morphologie als eine für sich bestehende Wissenschaft auf. Geoffroy, ein nach weiten Zusammenhängen spürender Geist, fand wie in Paris, so auch außerhalb der Grenzen Frankreichs viele Anhänger für seine Lehre von einem einheitlichen für das gesamte Tierreich gültigen Strukturplan. Er bemühte sich, seine Lehre in einer Reihe vergleichend anatomischer Schriften und durch die Analyse der Monstrositäten zu bekräftigen. Als Monstrositätenforscher ist er nebst dem deutschen Anatomen J. F. Meckel der Förderer der Wissenschaft von den Mißbildungen der Organismen oder der Teratologie, die nachher viele Bearbeiter fand.

P. Decandolle, ein klarerer Kopf als Geoffroy, lehrte wieder seine Zeitgenossen die gegenseitige Abhängigkeit der Pflanzenteile beachten und aus ihr allgemeine Gesetze ableiten.

Biologie und Medizin am Anfang des 19. Jahrhunderts.

In den letzten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts bemühten sich auch die Ärzte, ihre Kunst und Wissenschaft dem biologischen Denken anzupassen, so u. a. der Pariser Psychiater P. Pinel, der die Exaktheit der Medizin durch die Aufstellung eines „natürlichen Systems" der Krankheiten begründen wollte. Von größerem Wert für die Biologie war das Bestreben des Begründers der Histologie, X. Bichats (1771—1802). Angeregt durch die Erfolge Lavoisiers, dem es gelang, die vermeintlichen Elemente Luft und Wasser in einfachere Bestandteile zu zerlegen, unternahm es Bichat, auch den menschlichen Körper in einfachere Teile zu zergliedern, als es die Organe waren, auf deren Kenntnis die damalige Analyse des organischen Körpers hinzielte. Für derartige einfachere Elemente erklärte Bichat die Gewebe (z. B. Knochen, Knorpel, Muskelgewebe), deren jedes, den chemischen Elementen ähnlich, mit gewissen Affinitäten oder vitalen Kräften ausgestattet sein soll. So wurde der bisher wenig geachtete Vitalismus in den Mittelpunkt des Interesses der Biologen geschoben; namentlich in Deutschland, wo die Gemüter durch philosophische Spekulation auf ihn vorbereitet waren, fand die neue Lehre viele Anhänger.

Indem wir von dem Verhältnis der Biologie zur Medizin am Anfang des 19. Jahrhunderts sprechen, dürfen wir F. J. Gall (1758—1828) nicht unerwähnt lassen, der damals in Paris für seine „Phrenologie" und für eine neue vergleichende Psychologie eintrat und neben vieler Zustimmung (insbesondere seitens Geoffroys) auch auf Widerspruch stieß, der namentlich P. Flourens, den Schüler Cuviers, zu den Versuchen über den Zusammenhang der Gehirnteile mit psychischen und physiologischen Funktionen anregte, auf den mechanistisch gesinnten Descartes (gegenüber dem naiv vitalistischen Gall)

zurückgriff und den Ausgangspunkt für die modernen Untersuchungen über die Lokalisation der psychischen Funktionen im Gehirn geschaffen hat.

Idealistische Morphologie in Deutschland.

Zur Zeit Buffons, Jussieus, Cuviers stand die französische Biologie im Zenit; nach Cuviers Tode erbleichte ihr Glanz je weiter desto mehr unter dem wachsenden Lichte der deutschen Wissenschaft. Auch unter den Deutschen erfreute sich gegen das Ende des 18. Jahrhunderts die Morphologie eines bedeutenden Ansehens. Setzte sie sich auch weniger hohe Ziele als Cuviers vergleichende Anatomie, so zeichnete sie sich wieder durch systematische Behandlung und durch Gründlichkeit aus. Neben J. B. Spix, L. Oken, G. R. Treviranus, K. G. Carus, J. H. Autenrieth ist besonders J. F. Meckel (1781—1833), „der deutsche Cuvier", zu nennen; am nachhaltigsten war der Einfluß seines großen Werkes über vergleichende Anatomie, in dem er ähnliche Ideen wie Geoffroy in Frankreich vertrat. Der französischen Anatomie gegenüber wurde die deutsche im engsten Anschluß an die Physiologie und die Philosophie gepflegt. Als ein physiologisch denkender Anatom hat sich J. F. Blumenbach (1752—1840), der bekannte Begründer der Anthropologie, ausgezeichnet. Von seinen Zeitgenossen wurde seine vitalistische Lehre vom „Bildungstrieb" als dem treibenden Faktor der embryonalen Entwicklung viel besprochen. Noch nachhaltiger war der Einfluß der Vorlesungen des mystisch veranlagten K. F. Kielmeyer (1765—1844), der die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten unter den Tierformen und unter ihren Leistungen durch eine Reihe vitaler Kräfte, durch Sensibilität, Irritabilität, Reproduktions-, Sekretions- und Propulsivkraft zu erklären suchte.

Goethes Morphologie.

Abseits vom wissenschaftlichen Betriebe der deutschen Universitäten stand der Dichter W. Goethe, der, an Buffons Wissenschaft herangebildet, mit der trockenen Beschreibung der Pflanzen und mit der schulmäßigen Anatomie unzufrieden, in seinen morphologischen Studien und in seiner Lehre von der Metamorphose der Pflanzen ein schönes Beispiel gab, wie man die Lebensäußerungen, die Form und die Embryonalentwicklung als Manifestationen eines Wesens begreifen könnte: aus dem Samen hervorwachsend, entwickelt sich nach ihm die Pflanze zu höheren und höheren Formen, zu den Kotyledonen, Laub-, Kelch-, Blumenblättern, Staubgefäßen und zu dem Stempel, zu Formen, welche insgesamt eine und dieselbe Idee, die eines Blattes in feinerer und feinerer Durcharbeitung wiederholen. Dieser Lehre von der Metamorphose des Blattes fügte Goethe noch die vom spiraligen Wachstum der einzelnen neu entstehenden Pflanzenteile hinzu und wandte sie auch auf die Tiere an: auch die Körperteile der Tiere (Körpersegmente, Schädelknochen) seien nur Metamorphosen eines und desselben Elements (Segmentes, Wirbelkörpers), und solche Metamorphosen und verborgene Ähnlichkeiten zu studieren sei die Aufgabe der Morphologie. Goethes halb wissenschaftliche, halb poetische „Morphologie" ermutigte Geoffroy-St.-Hilaire in seinem Kampfe gegen Cuvier und fand später viele Anhänger in Deutschland, darunter insbesondere die Botaniker Al. Braun und Nees v. Esenbeck, und viele Anatomen, welche über die Wirbelnatur der Schädelteile nachdachten (Oken, Spix, Carus, den Engländer Owen u. a.).

Natur-philosophie

Goethes Verweben der Poesie mit der Wissenschaft wurde zum Vorbild für das wissenschaftliche Bestreben der deutschen Naturphilosophen. Die philosophischen Anfänge dieser auf die Entwicklung der Biologie mächtig einwirkenden Richtung sind u. a. bei Herder, mehr aber noch bei Kant zu suchen. Herder gewann viele Geister für seine schwärmerischen Ideen über die Entwicklung der Menschheit; Kant machte wieder aus der Philosophie (der Metaphysik) eine Wissenschaft von der „reinen Vernunft", der er die Erfahrungswissenschaften als ein anderes und weniger exaktes Wissen gegenüberstellte, und suggerierte so seinen Nachfolgern die Überzeugung, daß man sich bloß mit Hilfe der Vernunft, durch eine geniale Konzeption, zu allem Wahren und Wissenswerten emporschwingen könne. Die Nachklänge der französischen Revolution, die romantische Begeisterung des jungen Deutschlands, Goethes Metamorphosenlehre, übertriebene vergleichende Methode, das Streben um jeden Preis, wenn nicht durch eine neue Einsicht, so doch durch eine neue Wortkombination den Zuhörern zu imponieren, und noch andere Ursachen und Ideen hatten jene phantastischen Bestrebungen zur Folge, welche unter dem Namen der Naturphilosophie bekannt sind. Als Naturphilosophen wirkten der Anatom und Physiolog L. Oken (1779—1851), für dessen kühne Analogisierungen die meisten seiner Zeitgenossen begeistert waren; die Philosophen J. G. Fichte und F. W. J. Schelling, G. H. Schubert, der Geologe H. Steffens und der seinerzeit sehr berühmte, heute vergessene Anatom und Arzt K. G. Carus (1789—1869). Nicht so hochfliegend stellt sich die Naturphilosophie in den Schriften anderer Biologen dar: in jenen des G. R. Treviranus, dessen „Biologie oder Philosophie der Natur" immer noch von innerem Wert ist, des Physiologen J. Ch. Reil, des Botanikers Nees v. Esenbeck, des Polyhistors A. v. Humboldt, des bekannten Redakteurs des großen physiologischen Wörterbuches Rud. Wagner, des Verfassers eines großen Werkes über das Gehirn, K. Burdach, des Embryologen J. Döllinger u. v. a.

Schon die große Zahl der angeführten Namen, unter deren Trägern sich sehr beachtenswerte Individualitäten befinden, beweist, wie rege damals das biologische Denken in Deutschland war, und obwohl später die ganze Richtung in Bann getan wurde, so sind doch viele biologische Ideen, die unter der Herrschaft der Naturphilosophie entstanden waren, von der nachfolgenden Zeit als unerschütterliche Wahrheiten übernommen worden. Wenn es auch wahr ist, daß das Bestreben der vorwiegend von den Universitätskathedern predigenden Naturphilosophen, eine geniale allgemeine Idee vorzutragen, weit mächtiger war als die Sehnsucht, sich selbst zu der Wahrheit durchzukämpfen, so hat die Naturphilosophie trotzdem viel Positives geleistet: aus ihren Ideen entstand die neue Embryologie, die Lehre von der Zelle, die klassische Physiologie.

Verfall der Naturphilosophie.

Nach den dreißiger Jahren begann man die Naturphilosophen mit Spott zu überhäufen; der Chemiker J. Liebig richtete gegen sie seine schonungslosen Angriffe, der Philosoph H. Lotze untergrub ihre allgemeinen Lehren und der Physiker und Physiologe G. Th. Fechner machte sich über die Naturphilosophen in seinen Erzählungen lustig. An Stelle des Strebens nach genialer Kon-

zeption wurde nun spezialisierte Kleinarbeit zum Grundsatze; durch ausdauerndes Sammeln kleiner Beobachtungen sollte die Erkenntnis der Welt erobert werden; Mills induktive Logik, welche sich für einen solchen Wissenschaftsbetrieb aussprach, wurde nun zum Leitstern der Biologen. Die idealistische Einseitigkeit wurde durch materialistische Voreingenommenheit ersetzt: der Physiologe J. Moleschott, der Zoologe und Paläontologe K. Vogt, der Arzt L. Büchner, später der Zoologe E. Haeckel wurden Vorkämpfer dieser neuen Richtung, welche eine günstige Aufnahme der Darwinschen Theorie vorbereitete.

Bevor wir zur Schilderung der letzteren schreiten, wollen wir noch auf einzelne biologische Gebiete zurückblicken, die in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts sich als besondere Disziplinen differenziert haben.

Morphologie vor Darwin.

Die Morphologie, von der bereits die Rede war, wanderte im 19. Jahrhundert allmählich aus Paris nach Deutschland und England aus. Weder Cuviers Schüler H. de Blainville, ein angesehener Osteologe, noch Geoffroys Sohn, Isidore Geoffroy, ein beachtenswerter Morphologe, der zuerst die Gattungen der Tiere in parallele Reihen mit analogen Gliedern ordnete, waren imstande, den Verfall der französischen Morphologie aufzuhalten; sie kam zu neuem Leben unter den Händen des Engländers Rich. Owen (1804—1892). Owen schied den Begriff der Formenähnlichkeit in zwei Begriffe: den der Homologie (vgl. den Artikel „Geschichte und Kritik des Homologiebegriffs" von Spemann) (Ähnlichkeit der wesentlichen Teile bei gleichzeitiger Unähnlichkeit der unwesentlichen) und den der Analogie, worunter Ähnlichkeit der unwesentlichen Teile verstanden wird, wenn die wesentlichen unähnlich sind. So sind die Vogelflügel und die vorderen Extremitäten der Säuger homolog, während die Kiefer der Wirbeltiere und diejenigen der Insekten bloß analog sind. E. Haeckel und C. Gegenbaur führten diese Begriffe in die darwinistische Anatomie ein und bildeten sie zu einem seinerzeit vielbesprochenen Rüstzeug der neuen Lehre aus. Mit Owen schließt die vordarwinsche Morphologie ab; die ebenerwähnten deutschen Anatomen und in England T. H. Huxley ordneten sie der Herrschaft des Darwinismus unter.

Auch die botanische Morphologie wanderte aus Frankreich nach England aus, wo sie in Rob. Brown (1773—1858) einen einflußreichen Förderer fand; Brown pflegte die Morphologie nur als Mittel für systematische Zwecke, vermochte ihr aber viel von dem induktiven Geist Englands einzuflößen, so daß die späteren Stürmer gegen die ältere Morphologie (Schleiden) an Browns Methode ihre neuen Lehren anzuknüpfen suchten.

Embryologie vor Darwin.

Zu großem Ansehen gelangte bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Embryologie. Das 18. Jahrhundert kannte diese Wissenschaft kaum; im blinden Vertrauen zu dem Satze, daß nichts Neues unter der Sonne entstehen kann, hatte es kein Verständnis für die Veränderungen, durch welche der Organismus während seines Heranwachsens aus dem Ei zum Keime, aus dem Keim zum jungen und zum erwachsenen Tier hindurchgeht. Mit Vorliebe wurde die Lehre verfochten, daß die ganze Entwicklung vom Ei bis zum vollständigen Organismus bloß im Wachstum eines bereits von allem Anfang

vorhandenen fertigen Körpers bestehe (Präformations- oder Einschachtelungstheorien). Zwar veröffentlichte bereits 1759 C. F. Wolff seine epigenetische Theorie, derzufolge eine eigentümliche vitale Kraft den Organismus zur Entwicklung treibt, wobei derselbe seine Organe nach und nach aus einer undifferenzierten Anlage bildet. Lange mißachtet, wurde Wolffs Abhandlung 1812 neu herausgegeben, und bald machten sich einige Forscher, J. Pander, d'Alton und K. E. v. Baer, daran, die Entwicklung des Hühnchens im Sinne dieser Lehre zu analysieren. Einem derselben, K. E. v. Baer (1792—1876), war es gegönnt, durch ausgedehnte positive Arbeiten, sowie durch theoretische Auseinandersetzungen die Prinzipien der neuen Embryologie mit Cuviers Lehre in Einklang zu bringen. Großes Aufsehen machte auch seine Entdeckung des Säugetiereies, nach dem die Forscher seit Harvey vergeblich geforscht hatten. Baer stellte den Unterschied zwischen der animalen (oberen) und der vegetativen (unteren) Blattanlage des Embryo auf und teilte jede dieser Anlagen wieder in zwei Blätter ein (Haut-, Muskel-, Blutgefäß-, Schleimschicht), aus denen die definitiven Organe entstehen sollen. Diese Unterscheidung der einzelnen Keimblätter wurde von der größten Bedeutung für die spätere Embryologie. J. F. Meckel und M. de Serres vertraten zu jener Zeit die Lehre, wonach jeder Organismus während der Ontogenese eine Reihe von Stadien durchläuft, deren jedes einer Stufe des Tiersystems entspricht, so daß der Mensch z. B. als Embryo durch ein Wurm-, Weichtier-, Fisch-, Reptilienstadium hindurchgeht, ehe er die definitive Menschenform erreicht. Baer ersetzte diese an den Präformismus anklingende Lehre durch die Auffassung, nach der die Ontogenese in fortschreitender Differenzierung, d. h. im Fortschritt vom Allgemeinen und Unbestimmten zum Besonderen und Konkreten besteht.

Auch in der Botanik folgte auf die Periode der idealistischen Morphologie ein kurzes Aufblühen der ontogenetischen Forschung. Als der Führer derselben sei W. Hofmeister genannt, einer der besten Botaniker Deutschlands, dessen in die Mitte des Jahrhunderts fallende Untersuchungen über die Analogie in der Entwicklung der Phanerogamen und Kryptogamen mit großem Beifall aufgenommen wurden. Hofmeister lehrte, daß sich in der Entwicklung aller Pflanzen von den Moosen aufwärts ein auffallender Generationswechsel konstatieren läßt, in dem geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen überall aufeinander folgen. So wurde ein neuer gemeinsamer Zug in der Organisation der verschiedenen Pflanzentypen entdeckt und ein neues Argument für den bald darauf begründeten Darwinismus aufgestellt. Sonst war Hofmeister weniger theoretisch veranlagt als Baer, und wo er sich auf Allgemeinheiten einließ, förderte er den damals aufstrebenden Glauben an den Mechanismus des Lebens.

Zellentheorie vor Darwin.

Moderner noch als Baers entwicklungsgeschichtliche Forschungen war nach den vierziger Jahren die Zellentheorie. Es traten mehrere Umstände ein, welche das Interesse für die Zellentheorie zu nähren imstande waren. Durch Bichat wurde die Aufmerksamkeit der Forscher auf feinere Körperbestandteile gelenkt und man gewöhnte sich allmählich, sich des Mikroskops bei der

Erforschung der Gewebe zu bedienen. R. Brown entdeckte in den Pflanzenzellen ein kleines Körperchen, den später vielbesprochenen Kern; französische Botaniker, Raspail, Dutrochet, Mirbel, untersuchten die feinere Textur des Pflanzen-, J. Purkinje diejenige des tierischen Gewebes; alle diese Forscher waren bereits dem Zellenbegriff auf der Spur. Endlich trat M. Schleiden (1804—1881), ein kühner deutscher Reformator der Botanik, mit der Lehre auf, daß sich der Pflanzenkörper aus Zellen als Elementarkörperchen des organischen Körpers aufbaut und daß die Erklärung der Entstehung des Pflanzenkörpers aus Zellen eine der wichtigsten Aufgaben der Botanik bilde. Tiefer als der mehr kampfeslustige als gründliche Schleiden erfaßte das Wesen der Zelle Th. Schwann (1810—1882), ein belgischer Physiologe, der 1839 nachgewiesen hat, daß alle Pflanzen- und Tierorgane aus Zellen entstehen, die aus Zellmembran, Zellsaft und Kern zusammengesetzt sind.

Die Zellforschung (Zytologie) stieg rasch im öffentlichen Ansehen; der Begriff der Zelle als eines von Zellsaft erfüllten Hohlraumes wurde jedoch 1863 von M. Schultze durch den auch heute im wesentlichen gültigen Begriff ersetzt: unter der Zelle versteht man seitdem ein Klümpchen Protoplasma mit eingeschlossenem Kern; seit Nägeli, Mohl, Kölliker und Bischoff weiß man ferner, daß sich die Zellen nur durch Teilung (und nicht durch Kristallisation aus dem halbflüssigen Substrate des lebendigen Körpers) vermehren.

Dem berühmten Pathologen R. Virchow gelang es, die Zellentheorie für die mechanistische Deutung des Lebens auszunützen, indem er den Organismus für eine mit einem föderativen Staat vergleichbare Vereinigung selbständiger Lebenseinheiten — der Zellen — erklärte und die auf diese Art gedeutete Zellenlehre auf die Erklärung der Krankheiten anwendete.

Physiologie vor Darwin.

Die Physiologie des 18. Jahrhunderts beachtete kaum den alten Gegensatz zwischen der vitalistischen und mechanistischen Deutung des Lebens und lebte vorwiegend im Glauben an einen oberflächlichen Vitalismus, der aber an den Mechanismus die weitestgehenden Konzessionen machte, wie es unter der Herrschaft der mechanistisch orientierten Philosophie des Descartes kaum anders möglich war. Konsequentere Vitalisten waren unter den Ärzten zu finden, die an Stahl anknüpfend in J. F. Blumenbach, J. Chr. Reil und X. Bichat ihre Anführer fanden. Das rege wissenschaftliche Leben um die Jahrhundertwende machte sich auch in der Physiologie bemerkbar. Damals verführte die Entdeckung des Galvanismus (L. Galvani 1737—1798) die Physiologen dazu, überspannte Hoffnungen in die organische Elektrizität zu setzen; Ch. Bell (1774—1842) formulierte das nach ihm genannte Gesetz über die Verteilung der Rückenmarksnerven; Lavoisier brachte die Erklärung der Atmung als eines Oxydationsprozesses; die Beobachtungen Bells sowie die Phrenologie Galls gaben den analytisch denkenden Franzosen Anlaß zu mannigfachen Experimenten über die Nerventätigkeit, durch die u.a. Legallois, Flourens und Magendie berühmt wurden.

Gegen das Ende des 18. Jahrhunderts wurden auch die Grundlagen zu einer materialistischen Auffassung des Lebens seitens der Physiologen gelegt.

Der Arzt Broussais (1772—1838) sprach sich bereits deutlich für eine mechanische Lebenstheorie aus und verlangte, als ein Vorläufer des späteren Positivismus, von der Medizin exakte Bestimmung und Analyse der Krankheiten. Unter den Biologen begann J. B. Lamarck eine materialistische Auffassung der Physiologie zu verfechten. Diese positivistischen und mechanistischen Anläufe fanden später in Magendies kühnen physiologischen Experimenten ihre Fortsetzung, während Magendies Schüler Cl. Bernard in der philosophischen Deutung seiner Versuche vorsichtiger war. Lamarck ausgenommen, waren die erwähnten Physiologen vorwiegend medizinisch geschult; von den Zoologen vertrat Milne-Edwards (der Ältere) eine mehr beschreibende (weniger experimentelle) Richtung der Physiologie, indem er Cuviers Anschauungen von der Einheitlichkeit des organischen Körpers auf die Funktionen desselben übertrug; seine Lehre faßte er in eine Reihe von Grundsätzen zusammen, von welchen das Gesetz von der Arbeitsteilung innerhalb des organischen Körpers seinerzeit wie in der Biologie so auch außerhalb derselben sich große Beachtung erwarb.

In Deutschland war bis in die letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts die synthetische Physiologie beliebt, die aus dem Bau der Organe ihre Tätigkeit abzuleiten strebte: Joh. Müller (1801—1858) wurde durch seine Arbeiten über das Sehorgan, über den Bau verschiedener Tiere, durch seine Lehre von den spezifischen Sinnesenergien und namentlich durch sein großes Handbuch der Physiologie zum Hauptrepräsentanten dieser Richtung; auch J. Purkinje, der Begründer der histologisch-physiologischen Laboratorien an deutschen Universitäten, gehörte dieser Forschungsrichtung an. J. Müller und Purkinje waren noch Vitalisten; Müllers Schüler verfochten aber sämtlich den Mechanismus: H. Helmholtz (in seiner physiologischen Akustik und Optik), E. du Bois-Reymond, der Erforscher der Nerven- und Muskeltätigkeit, der Begründer der Zellentheorie Th. Schwann, der Histologe A. Kölliker, der Zoologe E. Haeckel u. a. Mit diesen Forschern an der Spitze eroberte sich die deutsche Physiologie eine führende Stellung in der internationalen Wissenschaft. Noch heute zählt sie viele angesehene Forscher, so insbesondere M. Verworn, der sich namentlich durch seinen Versuch, die allgemeine Physiologie auf die Lehre von der Zelle zurückzuführen, ausgezeichnet hat.

Jene Forschungsrichtung, welche die unbekannten Funktionen aus dem Bau der Organe zu erraten strebt, war auch in der Erforschung der Gehirnphysiologie vorherrschend; die analytische Richtung, die der Straßburger Physiologe F. L. Goltz im Anschlusse an Flourens einzuführen versucht hat, konnte lange keinen festen Boden gewinnen. Goltz' physiologisch begründete Lehre von der funktionellen Gleichwertigkeit einzelner Teile der Großhirnrinde fand viel weniger Anklang als die der Anatomie günstigeren Lokalisationshypothesen, für die sich u. a. Broca, Hitzig, S. Exner, H. Munk, Flechsig u. a. aussprachen, und nach der es in der Großhirnrinde eine große Menge mehr oder weniger scharf umgrenzter Felder gibt, in denen verschiedene Funktionen (das Gesicht, das Gehör, die Beweglichkeit einzelner Körperteile usw.) lokalisiert sind.

Die Entwicklung der Physiologie setzte sich ohne wesentliche innere Erschütterungen bis in die letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts fort und wurde von den darwinistischen Stürmen kaum berührt; erst seit den neunziger Jahren vorigen Jahrhunderts wird eine Reaktion gegen die Organphysiologie fühlbar, die je weiter desto mehr an Boden gewinnt.

Charakteristik der vordarwinschen Biologie.

Dies sind die allgemeinsten Umrisse der Entwicklung der Biologie in dem Zeitraume, der etwa 100 Jahre vor Darwins Auftreten umspannt. Die Morphologie galt als die höchste Leistung dieser Epoche; man ließ seine Anschauungen von ihr auch dort bestimmen, wo, wie in der Embryologie oder in der Physiologie es den Tatsachen besser entsprochen hätte, die Dynamik der Lebenserscheinungen zum Ausgangspunkt der Lehren zu wählen. Anfangs befaßten sich die Anatomen vorwiegend mit den Wirbeltieren und den Phanerogamen, um später an die Erforschung der einfacheren Organismen und auch der mikroskopischen Tier- und Pflanzenwelt zu schreiten. In diese vordarwinsche Epoche fallen viele große Entdeckungen: die Paläontologie, die Morphologie, die Physiologie, die Embryologie, die Zellenlehre, die Anthropologie wurden begründet, die Existenz des diluvialen Menschen wurde nachgewiesen, die Entwicklung der Kryptogamen, der Generationswechsel und die Parthenogenese im Tierreiche erkannt und zahlreiche Theorien von nachhaltigem Einfluß aufgestellt. Die biologische Philosophie war anfangs mäßig idealistisch, später fast exzentrisch idealistisch, gegen das Ende der Periode materialistisch.

II. Die Biologie unter der Herrschaft des Darwinismus.

Philosophische Vorläufer der Entwicklungsidee.

In der Biologie des 18. Jahrhunderts herrschte fast ebenso allgemein wie in früheren Jahrhunderten die Überzeugung, daß nichts Neues unter der Sonne entstehen kann, und daß alles, was existiert, schon von allem Anfang der Dinge da war. Die mehr philosophisch angelegten Denker deuteten die Lehre in dem Sinne, daß anfangs die Dinge etwa so existiert haben, wie das Fenster im Plane des Gebäudes: in Wirklichkeit ist es zwar noch nicht vorhanden, es sind aber alle Gesetze und Bedingungen da, welche seine Form und Beschaffenheit bestimmen. Viele Biologen nahmen aber jene Lehre von der ewigen Existenz aller Dinge mehr wörtlich und gaben ihr den Sinn, daß alle heutigen Tier- und Pflanzenformen schon seit der Erschaffung der Welt die Erdoberfläche bewohnen. Wohl schrieb man des öfteren über Entstehung und Veränderung der Organismen, über Entstehung der Frösche aus dem Schlamme, über Enten, die an Bäumen wie Früchte wachsen, über monströse Tiere, welche angeblich von Weibern geboren worden sind, über Fische, die sich in Vögel umgewandelt haben u. ä., aber die organischen Formen, welche auf diese phantastische Art entstehen sollten, stellen keine neuen Gebilde dar, sondern entweder bereits früher bekannte Organismen oder sie sind im Falle der Monstra bloß Kombinationen bekannter Formen. Die englische Erfahrungsphilosophie (Locke) brach die erste Bresche in diese Überzeugung von der Unveränderlichkeit der Welt, und zwar zuerst auf psychologischem Gebiet, indem sie die Lehre von angeborenen Ideen verwarf und die Hypothese aufstellte, daß man zu der individuellen Erkenntnis

der Welt nur allmählich, durch Kumulation der Erfahrungen, gelange. Einen wesentlichen Fortschritt der neuen Weltanschauung bedeutete die Lehre D. Humes, daß wir außerstande sind, die wirkenden Ursachen der Erscheinungen zu ergründen, und daß wir nur die beständige Folge der Erscheinungen zu erkennen vermögen. Die Konsequenz dieser Auffassung, daß die Geschichte die einzig mögliche Wissenschaft sei, suchten die Franzosen auf eine eigenartige Weise abzuleiten. Abbé de Condillac (1715—1780) bemühte sich nämlich, durch konkrete Beispiele die Lehre zu begründen, daß die Sinneserfahrung sowie die menschliche Sprache sich allmählich durch Kumulation einzelner Eindrücke und Leistungen bilde; solche Betrachtungen wurden bald auf die Biologie übertragen. Neben derartigen Erörterungen über „allmähliche Entstehung" der Naturobjekte förderten auch Rousseaus Betrachtungen über die glückliche Vergangenheit der Menschheit und über den verderblichen Einfluß der Kultur das Interesse für die genetische Philosophie. Die Bekämpfung der Orthodoxie durch die Enzyklopädisten begünstigte ebenfalls Spekulationen über „natürliche Schöpfungsgeschichten", indem die Philosophen, die sich durch den Glauben an die Heilige Schrift nicht mehr gebunden fühlten, nach einer rationellen Erklärung für das Entstehen der organischen Welt suchen mußten.

Einen Ansporn für das Interesse am Evolutionismus bildete die Philosophie des Leibniz. Obwohl Leibniz noch der Überzeugung vom stationären, unveränderlichen Zustande der Welt gehuldigt hat, befaßte er sich doch viel mit der „Entwicklung", worunter er (im Gegensatz zur historischen Kumulation der Zufälle) das Wachstum der bereits seit dem Anfange der Welt erschaffenen, aber bis zum Augenblick der anhebenden Entwicklung eingewickelten Keime verstand. Leibnizens französische Anhänger Robinet und Bonnet erweiterten seine Evolutionslehre auf die Organismenwelt im allgemeinen und schrieben schon gelegentlich von der Entstehung der heutigen Organismen aus einfacheren Formen. Namentlich aber führten sie in die Biologie die Spekulationen über aufsteigende Reihen (Hierarchien) der organischen Formen ein.

Leibnizens Philosophie war von mächtigem Einfluß auf die deutschen Denker, indem sie durch die Vermittlung Herders und Kants auf die „Naturphilosophie" einwirkte und in derselben evolutionistische Ideen hervorrief. Die vorwiegende Tendenz der deutschen Naturphilosophie war mehr der statischen als der historischen Auffassungsweise günstig, enthielt aber nichtsdestoweniger ein starkes genetisches Element. Wir brauchen nur an Herder zu erinnern, der sich als Natur- und als Geschichtsphilosoph bewährte; an Hegel, einen der bedeutendsten Denker aus der Epoche der Naturphilosophie, der die Geschichtsphilosophie zur Grundlage seines Systems machte. Hegel vertrat die Überzeugung, daß die Verfolgung der historischen Entwicklung der Vorgänge von höchstem philosophischen Werte sei; als nach seinem Tode die allgemeine Reaktion gegen den Idealismus auch zum Kampfe gegen Hegel und zur Verspottung seiner dunklen Lehren geführt hat, verfiel zwar bald (innerhalb der Naturwissenschaften) der Name des großen Philosophen in Vergessenheit, aber

die Nachwirkung seiner Idee, sich durch das Studium der Geschichte zur Erkenntnis des Wesens der Dinge durchzuarbeiten, dauerte ungeschwächt weiter und ging in die nachherigen materialistischen Systeme über. Neben Hegels Geschichtsphilosophie wurde der Evolutionismus auch durch das positive System des A. Comte und des St. Mill gefördert, denn auch diese Philosophen nährten mit ihren Lehren die Hoffnungen der damaligen Zeit, daß die Welt in einem stetigen Fortschritte begriffen sei und daß die Wissenschaft den Fortschritt beweisen könne.

Bereits in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts waren genetische Erörterungen nicht nur in allgemeinen philosophischen Betrachtungen (Herder 1784: „des Menschen ältere Brüder sind die Tiere"), sondern auch in biologischen Schriften üblich. Buffon schätzte das Alter der Erde über 65000 Jahre, schrieb von ihrer natürlichen Entstehung (durch Zusammenstoß eines Kometen mit der Sonne) und von den Umwandlungen und Wanderungen der Tiere in der Vergangenheit; der englische Arzt und Biologe E. Darwin (1731—1802) behandelte in seinen originalen Schriften ausführlich die Frage nach einer natürlichen Entstehung der Organismen und nach den Umwandlungen der Arten (1796); ähnliche Probleme beschäftigten auch den Deutschen G. R. Treviranus (1803) u. a. m. Von allen Biologen ging aber, was das genetische Spekulieren anbelangt, am weitesten der vielbesprochene französische Biologe J. B. Lamarck (1744—1829). Als Anhänger Buffons verknüpfte er in seinen Schriften den Widerwillen seines Meisters gegen die natürlichen Kategorien der Organismen (gegen den Begriff der Art, der Gattung, der Ordnung) mit der Sympathie für die im 18. Jahrhundert sehr beliebte These, daß sich die Organismen wie eine aufsteigende Hierarchie von Wesen zusammenstellen lassen, so daß eine lückenlose Reihe entsteht, deren einzelne Glieder durch allmähliche Übergänge miteinander verbunden sind. Einige Philosophen, darunter auch Lamarck, nahmen statt einer mehrere, baumartig verzweigte Reihen an. Während aber die älteren Denker der idealistischen Überzeugung huldigten, daß jene Hierarchie den Ausdruck göttlicher Ideen darstelle, deutete sie Lamarck in materialistischem Sinne und lehrte, daß alle Organismen auf mechanischem Wege aus unorganisierter Substanz entstanden sind; daß sich zuerst die einfachsten Wesen gebildet haben, und daß sie sich später unter dem Einflusse des Lichtes, der Wärme, der Elektrizität und durch die auf diese Weise hervorgerufene innere Expansion der lebendigen Substanz zu höheren Formen entwickelt hätten. Die einfachsten Organismen hatten noch kein Nervensystem; dieses entstand erst allmählich durch wiederholte Reizungen der lebenden Substanz, und als Folge des Nervensystems stellte sich ein anfangs primitives psychisches Leben ein. Sobald die ersten Regungen eines Seelenlebens in Erscheinung traten, wurde dieses zum treibenden Faktor des organischen Fortschrittes: ohne dasselbe hätten sich die Organismen zwar auch zu höheren Formen entwickelt, aber da sie in diesem Falle nur durch innere Kräfte der lebendigen Substanz getrieben würden, hätten sie schließlich nur eine einzige aufsteigende Reihe gebildet. Da sich aber die Organismen tatsächlich unter verschiedenen Lebensbedingungen

Lamarcks Lehre.

entwickeln, so fühlen sie auch verschiedene Bedürfnisse und üben je nach dem Bedarf ihre Organe, um diese zu befriedigen, und so wird ihr Organismus den speziellen Lebensbedingungen angepaßt, indem er durch Übung neue Organe erwirbt; die erworbenen Teile werden auf die Nachkommen vererbt, von denselben durch fortgesetzte Übung vervollkommnet. So sind nach Lamarck durch beständiges Tasten mit dem Kopfe die Fühler der Schnecke entstanden; auf diese Weise bekam die Giraffe infolge eines fortgesetzten Halsstreckens ihren ungewöhnlich langen Hals.

Lamarck erzielte zwar bei seinen Zeitgenossen keinen Erfolg, trug aber dazu bei, die Forscher an den Gedanken einer natürlichen Erklärung der Geschichte der Organismenwelt zu gewöhnen.

Inzwischen feierte die genetische Erklärungsweise in der Geologie ihren Sieg. Der blühenden, durch Cuvier gegründeten, biologischen, auf der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie fußenden Auffassung der Erdgeschichte erwuchs nämlich ein gefährlicher Gegner in der geologischen Theorie Ch. Lyells (1830—1832); die letztere ging von der Analyse der anorganischen Natur aus und suchte zu beweisen, daß sich die Erdoberfläche allmählich durch die Einwirkung kleiner, aber fortwährend wirkender Agentien verändert. Lyells Theorie wurde bald angenommen und die Katastrophenlehre verworfen.

Aber auch in der Biologie drängte bereits alles nach einer genetischen Philosophie; man sprach mit Vorliebe über die Geschichte der Tiere und Pflanzen, man betonte die Tatsache, daß die Organismen der aufeinanderfolgenden geologischen Epochen sich voneinander unterscheiden, daß das Leben während der Erdgeschichte von elementaren Anfängen kontinuierlich zu immer höheren Formen aufstrebte, daß der Mensch nur die letzte und höchste Stufe des Tierreiches darstellt. Man suchte auch nach Ursachen, durch welche die Geschichte der Organismenwelt auf eine „natürliche" Art „erklärt" werden könnte. Von solchen Erklärungen erregte die größte Aufmerksamkeit eine anonyme 1844 erschienene Schrift, „Vestiges of the natural History of Creation" (als ihr Autor hat sich später der englische Journalist Rob. Chambers erwiesen), welche sich bemühte, dem neuen Streben auf eine geistreich und populär geschriebene Art Genüge zu tun.

Ch. Darwins Leistung.

Die genetische Erklärung der Organismenwelt definitiv zu begründen, gelang nicht lange darauf Ch. Darwin (1809—1882), dem Enkel des Erasmus Darwin, mit seinem berühmten Werk „Origin of Species" (1859). Ch. Darwin war zuerst als Geologe der Lyellschen Richtung bekannt, betätigte sich aber später auch als Botaniker, Zoologe, Anthropologe und Philosoph; seine Schrift „Reise eines Naturforschers um die Welt" (1839), in der er seine wissenschaftlichen während der Erdumsegelung auf dem Schiffe Beagle gesammelten Erfahrungen mitteilt, wurde wegen der Fülle neuer Beobachtungen sowie wegen der Frische der Darstellung sehr günstig aufgenommen. Die späteren Werke Darwins sind in einem schwerfälligen Stil geschrieben und manchmal wegen der Häufung der Belege für einen nach allgemeinen Anschauungen suchenden Leser schwer verdaulich; doch erreichten auch sie die günstigste Auf-

nahme; namentlich seine Hauptschrift über die Entstehung der Arten fand gleich nach ihrem Erscheinen (1859) einen großen Leserkreis und wurde bald zu einem der klassischen Werke der Biologie. Darwins allgemeine Grundsätze sind von dem damals in England herrschenden Empirismus (der in der induktiven Logik St. Mills einen verklärten Ausdruck fand) und von dem zu jener Zeit immer noch blühenden Liberalismus (Ad. Smith, Malthus) beeinflußt. Darwin ist bestrebt, durch eine Masse von fleißig gesammelten Tatsachen (nicht durch analytische Experimente, nicht durch logische Diskussionen) seine Lehre von der Umwandlung der Organismen zu stützen; die organische Natur stellt er sich als eine Gesellschaft von zügellos ihre individuellen Ziele verfolgenden Tieren und Pflanzen vor; aus ihrem Zusammenleben ergeben sich ohne weiteres die Kräfte, die das Zweckmäßige in der Organisation, das Fortdauern und den Fortschritt der Lebewesen fördern. Das organische Leben hat sich während vieler Millionen Jahre aus einigen einfachen Lebensformen entwickelt; durch allmähliche, kaum merkliche Veränderungen entstehen fortwährend neue Variationen, die sich zu Arten, Gattungen, Familien usw. verzweigen, so daß die gesamte organische Welt, die je unsere Erde bewohnt hat, einen einzigen großen Lebensbaum darstellt, der sich je weiter desto mehr verzweigt. Von jedem heutigen Organismus führt in die Vergangenheit ein Weg über kleine Stufen ununterbrochen bis zu den Anfängen des Lebens zurück. Es gibt keine natürlichen Arten und Gattungen als Offenbarungen eines einheitlichen Planes, sondern nur eine kontinuierliche Reihe von Formen, deren mehr oder weniger scharfe Abgrenzungen nur durch die Lücken verursacht werden, welche infolge des Aussterbens intermediärer Stufen entstehen.

Die Konsequenzen der Darwinschen Theorie berührten fast alle Gebiete der Biologie. Weil es die Lebensweise der Organismen nach Darwin ist, welche ihre Struktur bestimmt, so verlor die Morphologie, welche die Struktur für absolut hielt, beträchtlich an Ansehen; man stellte sich fürderhin die Aufgabe, die strukturellen Eigenschaften der Organismen aus ihrem Leben zu erklären: die Lehre von der Lebensweise der Tiere, die Ökologie, wurde jetzt betont. In der Systematik verwarf Darwin die Lehre von Plänen und Typen und von natürlichen Kategorien und führte statt derselben Stammbäume ein, d. h. Reihen von einander ähnlichen Wesen, die in genetischem Zusammenhange stehen sollten. Während die früheren Systematiker unter dem Namen „Unpaarhufer" einen permanenten Plan des tierischen Körpers verstanden, der sich im Bau des Pferde-, des Nashorn-, des Tapirkörpers und des Körpers der ausgestorbenen Unpaarhufer manifestiert, bezeichnete Darwin mit jenem Namen eine Reihe von Tieren, welche mit den sog. Condylarthra im Tertiär beginnen und in den heutigen Formen vorläufig endigen. Die Paläontologie sollte nicht mehr die allgemeinen in jeder Schöpfungsperiode sich offenbarenden Ideen ermitteln, sondern die Lücken in den Stammbäumen mit ausgestorbenen Formen ausfüllen; die biologische Geographie sollte von nun an die Ursachen und Folgen der Wanderungen der Organismen studieren und die heutige geographische Verbreitung der Organismenwelt aus der Vergangenheit derselben

erklären. Der Anthropologie wurde die Aufgabe zugeteilt, die Verwandtschaft des Menschen mit den Tieren anatomisch, paläontologisch und psychologisch nachzuweisen.

Die älteren Forscher sprachen sich zwar meistens gegen die Theorie Darwins aus, aber die jüngere Gelehrtenwelt nahm sie mit Enthusiasmus auf. In England schloß sich ihr bereits vor Darwins öffentlichem Auftreten der Philosoph H. Spencer an, der den mechanisch aufgefaßten Evolutionismus zu einem im großen Maßstabe ausgeführten System entwickelte. Der scharfsinnige Anatom und Paläontologe T. H. Huxley förderte ungemein die neue Lehre durch seine Redegewandtheit, durch seine populären Schriften und durch die positiven Forschungen. Die Aufnahme der Theorie wurde auch dadurch begünstigt, daß sich für dieselbe gleichzeitig mit Darwin der englische Naturforscher und Reisende A. R. Wallace (1823—1913) aussprach. Ohne von Darwins Plänen zu wissen, trat Wallace ebenfalls für die allmähliche Entstehung der Arten durch Kampf ums Dasein ein. In der konkreten Ausführung weist Wallaces Theorie wohl mehrere Unterschiede von der Darwinschen auf. Von englischen Forschern sprachen sich namentlich der Geologe Ch. Lyell und der Botaniker R. Hooker für die neue Lehre aus.

Aufnahme der Darwinschen Lehre.

In Deutschland wurde die Selektionstheorie namentlich von den Materialisten (C. Vogt, L. Büchner, E. du Bois-Reymond, E. Haeckel) übernommen. Am meisten trug zur Verbreitung des Darwinismus in Deutschland E. Haeckel (* 1834) bei, der, von der festen Überzeugung von der Wahrheit der neuen Lehre erfüllt, in stürmischer Weise, ohne vor irgendwelchen Konsequenzen der Theorie zurückzuschrecken, für dieselbe in populären und wissenschaftlichen Schriften eintrat und unumwunden den Gegensatz der Theorie zu der biblischen Lehre von der Entstehung der Welt und des Menschen predigte. Haeckel, der als der zweite Begründer des Darwinismus gelten muß, glaubte so fest an Darwin, daß er seine Theorie fast ohne Vorbehalt annahm; seine von der Darwinschen verschiedene Vorbildung hatte aber zur Folge, daß er den Darwinismus auf andere Bahnen lenkte, als er von Darwin gerichtet war. Darwins Material war vorerst aus der Lehre von der Lebensweise der Tiere und dem Studium der Haustiere sowie der Kulturpflanzen geschöpft; Haeckel machte die Anatomie und Embryologie zum Grundpfeiler der Entwicklungslehre und paßte sie auf diese Art besser den Bedürfnissen der damaligen Hochschulwissenschaft an.

Auch sonst wurde die neue Lehre von jüngeren deutschen Biologen günstig aufgenommen, obwohl es an kritischen Stimmen keineswegs fehlte. Ganz ablehnend verhielt sich namentlich der Botaniker Alb. Wigand, welcher in einem großen Werke die Vorzüge der vordarwinschen Biologie pries und die Schwächen der neuen Theorie bloßlegte; sehr viele Forscher nahmen zwar die Entwicklungsidee an, verwarfen aber Darwins Begründung derselben; namentlich um den Wert der natürlichen Auslese wurde viel gekämpft. Da aber die bedeutendsten Forscher sich wenigstens für die Wahrscheinlichkeit der Artumwandlung aussprachen (u. a. A. Kölliker, C. v. Nägeli, A. Braun, C. E. v. Baer, St. G. Mi-

vart, A. de Quatrefages), wurde ihre Stimme als für den Darwinismus entscheidend gerechnet, und so mochte es scheinen, daß die neue Lehre auf der ganzen Linie gesiegt habe, um so mehr, als es den Kritikern nur in vereinzelten Fällen gelang, ihre gegen den Darwinismus gerichtete Polemik zu einem positiven System auszubauen.

Der Darwinismus feierte auch außerhalb der Biologie Triumphe; durch Spencer in die Philosophie und Ethik eingeführt, fand er da viele Vertreter: J. Fiske, L. Stephen, T. H. Huxley, W. Rolph, W. Wundt, P. Barth, B. Carneri, H. Höffding, J. Metschnikoff, A. Fouillé, Th. Ribot u. a. Auch einige Sprachforscher und Geschichtschreiber, einige Romanschriftsteller und Rechtsgelehrte suchten der Entwicklungslehre auf ihren Gebieten Geltung zu verschaffen.

Die Biologie geriet bald fast ganz ins darwinistische Fahrwasser; es wurde üblich, den Beschreibungen organischer Strukturen Erwägungen anzuhängen, in welchen diese Strukturen aus der (hypothetisch konstruierten) Lebensweise der Tiere erklärt, ihre stufenweise Ausbildung von vermeintlichen indifferenten Anlagen bis zur höchsten Differenzierung geschildert, die Stammbäume der Organe aufgestellt wurden. Innerhalb des Betriebs der positiven Wissenschaft mochte es scheinen, daß der Darwinismus als eine einheitliche, in sich geschlossene Lehre aufträte, gestützt durch täglich sich mehrende Beweise. Die Ideen aber, die die Grundlage der Lehre Darwins bilden, waren nicht ganz homogen, was zur Folge hatte, daß sich unter den denkenden Naturforschern der Darwinismus bald in mehrere Richtungen zu spalten begann. Die Anatomen, Histologen, Embryologen, Systematiker nahmen zwar Darwins (und Haeckels) Prinzipien meistens ohne Vorbehalt an, die Theoretiker begannen aber bald namentlich an den Begriffen der natürlichen und künstlichen Zuchtwahl, der Erblichkeit, der Variabilität, an Darwins Erklärung der Anpassungen Kritik zu üben. Bald gingen aus diesen Skeptikern zwei Richtungen hervor, die der sog. Neodarwinisten und der Lamarckisten. Der Begründer der neodarwinistischen Richtung war der geistvolle Freiburger Zoologe Aug. Weismann, welcher Darwins Lehre von der natürlichen Zuchtwahl zum Alleinprinzip der Entwicklung machte; er bemerkte nämlich als einer der ersten, daß in Darwins Erblichkeitslehre zwei heterogene Prinzipien enthalten sind, daß nämlich zwischen der Erblichkeit erworbener und angeborener Merkmale scharf zu unterscheiden sei. Neue Formen entstehen nach Weismann nur durch Häufung der angeborenen, zufällig bei den Nachkommen erscheinenden Merkmale; diese Häufung konnte sich Weismann, ein konsequenter Mechanist, als nur durch die Naturzüchtung verursacht vorstellen, die also nach seiner Lehre die alleinige Triebkraft der Entwicklung darstellt. Weismanns Unterscheidung der angeborenen und erworbenen Merkmale erwies sich als sehr bedeutungsvoll, stieß aber vielfach auf Widerspruch, nicht so sehr wegen der Tatsachen, welche für die Vererbung erworbener Eigenschaften zeugen würden, als vielmehr deshalb, daß man die Einseitigkeit fühlte, welche in der Proklamierung der Alleinherrschaft der Naturzüchtung lag. Deshalb sagten sich gar viele

Neodarwinismus und Lamarckismus.

Biologen nicht los vom Glauben an die Erblichkeit gewisser erworbener Merkmale, namentlich solcher, welche durch Übung und durch Einwirkung der Umgebung auf den Organismus entstehen; da nun Lamarck seinerzeit auf die Erblichkeit solcher Merkmale großes Gewicht gelegt hatte, nannten sich Weismanns Gegner Lamarckisten. Der Neodarwinismus erhielt sich auf die Dauer nicht, aber Weismanns Diskussion der Erblichkeitslehre wirkte auf spätere Theoretiker nachhaltig ein, und die modernen Untersuchungen über sprungweise Variationen, über die Erscheinungen der Bastardierung und über die Erblichkeit der durch die Einwirkung der Umgebung hervorgerufenen Veränderungen sind teilweise auf seine Lehren zurückzuführen. Der Lamarckismus fand dagegen zahlreiche Anhänger; doch wird unter diesem Namen weder eine Wiederholung der Ideen Lamarcks noch eine einheitliche moderne Lehre begriffen, sondern als Lamarckisten werden Biologen bezeichnet, die an die Erblichkeit der erworbenen Merkmale glauben, sie mögen sonst was immer für Anschauungen über die Triebkräfte der Entwicklung huldigen. Es wird hierher der berühmte Münchener Botaniker und Materialist C. v. Nägeli (1817 bis 1891) gezählt, welcher eine großzügige „mechanisch-physiologische" Theorie der Abstammungslehre vertrat, nach der es eine phylogenetische Triebkraft gibt, die nach mechanischen Gesetzen die Organismen in neue Formen drängt. W. Roux, der Begründer der in den letzten Dezennien ernst gepflegten Entwicklungsmechanik, einer Wissenschaft, die ebenfalls auf den konsequent durchgeführten darwinistischen Prinzipien aufgebaut wurde, wird wegen einiger seiner Hypothesen zu den Lamarckisten gezählt.

Als lamarckistisch gilt ferner die Lehre des Tübinger Zoologen G. Th. Eimer, derzufolge sich die Zeichnungen der Tiere nach im voraus bestimmbaren Gesetzen phylogenetisch entwickelt haben. Unter die Lamarckisten kann auch der englische Schriftsteller Sam. Butler gezählt werden, welcher die Entwicklung der Organismen nach der Analogie der Entwicklung des menschlichen Geistes psychologisch erklären wollte, sowie der deutsche Zoologe R. Semon, der ebenfalls in der Psychologie nach Begriffen suchte, um die Entstehung der Arten zu erklären. Als bewußter Fortsetzer der Lamarckschen Theorie kann der amerikanische Paläontologe E. D. Cope (1840—1897) gelten, welcher jedoch den Materialismus Lamarcks verwarf und eine vitalistische Theorie aufstellte, nach welcher ein dunkles Streben, dem menschlichen Willen analog, die Organismen zu höheren Entwicklungsstufen führt; die Art-, Gattungs-, Familien- und die höheren Merkmale sollen etwas Festes, den Atomen der Chemie Analoges bedeuten und eben diese Merkmale sollen bei ganz verschiedenen Organismen auftreten.

In den letzten Jahrzehnten hat sich eine Reihe von Forschern für einen verschieden gedeuteten „Neolamarckismus" erklärt (vgl. den Artikel „Zweckmäßigkeit" von zur Strassen); überhaupt bewegt sich das phylogenetische Theoretisieren der letzten Zeit vorwiegend in einer dem vitalistisch umgedeuteten Lamarck günstigen Stimmung.

Begriff des Darwinismus.

Infolge der mannigfachen kritischen Auseinandersetzungen über die Gültigkeit der Darwinschen Prinzipien, der natürlichen Zuchtwahl und der Erb-

lichkeit und infolge des Gegensatzes zwischen den Neodarwinisten und Neolamarckisten entwickelte sich allmählich eine Ungewißheit über den wahren Sinn des Wortes „Darwinismus". Man begann bald zwischen den Entwicklungstheorien im allgemeinen und zwischen dem Darwinismus als einer besonderen Art derselben zu unterscheiden; andere bezeichneten mit diesem Namen die Theorien über die Artumwandlung und besonders über die tierische Abstammung des Menschen; wieder andere wollen unter Darwinismus nur die Selektionstheorie (resp. die Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit durch die Häufung der Zufälle) verstehen. Jede dieser Anschauungen hat ihre Berechtigung; vom historischen Standpunkte, wenn es sich um Ideen handelt, unter deren Einflusse gewisse spezielle Lehren formuliert wurden, ist es am passendsten, den Darwinismus viel weiter zu erfassen, als üblich ist, und darunter die gesamte geistige Bewegung der sechziger bis neunziger Jahre zu bezeichnen, sofern sie mit der Darwinschen Theorie wesentlich zusammenhing, das Wort also etwa so zu verstehen, wie es die „Gegner" des Darwinismus während der ersten Jahre seines Auftretens in Deutschland verstanden haben. Analog bezeichnet man mit den Namen Sozialismus, Romantismus, Imperialismus Gesamtrichtungen, Weltanschauungen, welche verschiedene konkrete Darstellungen zulassen. Der Darwinismus war also eine Weltanschauung, die die Wissenschaft von den Pflanzen und Tieren (als anatomisch gegebenen Wesen) zum Ausgangspunkt wählte, die mechanisch verursachte Phylogenie für die wichtigste Tatsache hielt, alle (philosophischen, wissenschaftlichen, ethischen u. a.) Probleme genetisch erklärte und sich in scharfen Gegensatz zu den kirchlichen Lehren stellte.

Einfluß des Darwinismus: a) auf die Anatomie

Wir wollen in einer gedrängten Übersicht den Einfluß, den der Darwinismus auf einzelne Gebiete der Biologie ausgeübt hat, besprechen.

Obwohl die Vorliebe für morphologische Studien, welche den Hauptgegenstand der Biologie aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bildeten, in den sechziger Jahren durch das Interesse für andere, modernere Richtungen verdrängt wurde, so wurde auf den Universitäten die deskriptive Anatomie immerhin noch eifrig genug getrieben. Darwin selbst war kein Anatom; der zweite Begründer des Darwinismus, der an den Lehren der idealistischen Morphologie herangebildete Ernst Haeckel, versuchte nun die Anatomie durch Darwins Ideen zu beleben, und es gelang ihm, aus der darwinistisch umgedeuteten vergleichenden Anatomie vor den Augen seiner Zeitgenossen die mächtigste Stütze der neuen Lehre vom Leben aufzubauen. Wie Cuvier, so schwebte auch Haeckel ein auf der anatomisch ermittelten Ähnlichkeit der Organe gegründetes System der Tierwelt als höchstes Ziel der Biologie vor Augen, aber (im Gegensatze zu Cuvier) ein historisch gedeutetes System, welches er Phylogenie oder Stammbaumlehre nannte. Die Phylogenie sollte die historische Aufeinanderfolge der organischen Wesen von ihrem ersten Erscheinen auf der Welt bis zu ihrer heutigen Entwicklungsstufe in der Form eines Stammbaums vorführen. Praktisch handelte es sich bei Haeckel weniger um die tatsächliche Geschichte der Organismen (die zu erforschen dem Paläontologen obliegt), sondern vielmehr um die Zusammenstellung der heute lebenden Orga-

nismen resp. einzelner Organe nach der Art der Systematik in Reihen von den (anatomisch) einfachsten zu den kompliziertesten. Diese Reihen deutete Haeckel historisch: das natürliche System bildete also die tatsächliche Grundlage (wie bei Cuvier), und die Geschichte wurde nur in dasselbe hineingedacht. Die charakteristische Eigenschaft des Historischen, das Datum, fehlt in den Stammbäumen vollständig. Aus dem Grunde, daß Haeckels Phylogenie nur eine Umdeutung der bestehenden Systematik darbot, fand sie einen ziemlich leichten Eingang in die zeitgenössische, der Systematik und der Anatomie huldigende Biologie.

Die morphologischen Spekulationen unterstützte Haeckel durch embryologische Theorien, besonders durch das sog. biogenetische Grundgesetz (vgl. den Artikel „Homologiebegriff" von Spemann). Auf die von Baer bekämpften Theorien zurückgreifend, lehrte er, daß die ontogenetische Entwicklung eine verkürzte Wiederholung der phylogenetischen darstellt, daß also einzelne Embryonalstadien sozusagen neubelebte, aber schematisierte Ahnen des entwickelten Tieres darstellen.

Durch die Lehre vom biogenetischen Grundgesetz gelang es Haeckel, ein einfaches Prinzip für die Erklärung der Embryonalentwicklung der Tiere aufzustellen: es galt nun, die Entwicklung einzelner Formen zu beschreiben und bei jedem embryonalen Organ die Frage nach seiner mutmaßlichen phylogenetischen Bedeutung zu lösen. Die „vergleichende" (beschreibende, d. h. nicht experimentelle) Embryologie aus der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts nahm zum größten Teil diese Methode an.

Trotzdem Haeckels Lehren wesentlich nur eine nicht immer glückliche Wiederbelebung älterer Anschauungen unter Anwendung einer neuen (der genetischen) Terminologie bedeutet haben, verhalf ihnen die Kampflust ihres Verteidigers und sein fester Glaube an ihre Wahrheit in den siebziger bis neunziger Jahren zu einer fast allgemeinen Anerkennung unter den Zoologen; die Phylogenie, das Aufstellen der Stammbäume, das „biogenetische Grundgesetz" bildeten den Leitstern für eine überaus große Menge von biologischen Untersuchungen.

b) auf die Kenntnis der niederen Tiere.

Die konkrete zoologische Forschung jener Jahre zielte auf eine anatomische und embryologische Durchforschung der Tiere; „wissenschaftliche Zoologie" und beschreibende Anatomie und Embryologie zu phylogenetischen Zwecken gepflegt, waren fast Synonyma. Dabei ließ man das Aufsuchen allgemeiner Gesetze der Organisation meistens außer acht; Darwin war solchen Gesetzen als konsequenter Empiriker abhold, und Haeckel stellte den Grundsatz auf, daß es keine allgemeinen Strukturgesetze der Organismen gibt, und er bekämpfte Cuviers Lehre, die mit solchen Gesetzen rechnete. Statt in die Tiefe der Organisation einzudringen, bemühte man sich, dieselbe in ihrer Mannigfaltigkeit zu erforschen, was zur Folge hatte, daß man namentlich die niederen Formen, die Wirbellosen, in ausführlicher Weise anatomisch, embryologisch und klassifikatorisch analysierte. Unter der Herrschaft der idealistischen Morphologie wurden nämlich an erster Stelle die Wirbeltiere untersucht, obwohl bereits Cuvier auch die Wirbellosen beachtet und Lamarck die letzteren aus-

schließlich berücksichtigt hatte. Je weiter desto mehr wurde nun auch den Wirbellosen Aufmerksamkeit gewidmet, so daß in den vierziger bis neunziger Jahren hervorragende Zoologen eben durch deren Studium berühmt wurden; so Milne Edwards, Blanchard, Lacaze Duthiers, Giard, J. Müller, R. Leuckart, F. Leydig, C. Th. Siebold, C. Claus, A. Lang, F. E. Schultze, V. Hensen, G. O. Sars, C. Chun, B. Hatschek, E. Haeckel, R. Hertwig, E. L. Mark, F. Vejdovský, Ray Lankester u.v.a. Während für Linné aus dem Chaos der Wirbellosen nur undeutlich zwei Gruppen, diejenigen der Insekten und Würmer, hervortraten, stellte bereits Cuvier neben dem einheitlichen Bauplan der Wirbeltiere drei Pläne der Wirbellosen auf (Gliedertiere, Weichtiere, Strahltiere); das 19. Jahrhundert führte eine so ausführliche Analyse und Klassifikation dieser mannigfachen Formen durch, durchforschte dieselben so gründlich, daß man fürderhin kaum die Entdeckung neuer auffallend abweichender Formen erwarten kann. Niemals früher wurden die niederen Tiere so ausführlich und gründlich erforscht; doch auch das Studium der Wirbeltiere blieb unter der Herrschaft des Darwinismus keineswegs vernachlässigt, und manche seiner beachtenswerten Pfleger, so u. a. C. Gegenbaur, A. Dohrn, R. Wiedersheim, C. Rabl, T. H. Huxley, A. Kovalevsky u. a., sind mehr oder weniger ausgesprochene Darwinisten.

c) auf die Embryologie.

Auch die embryologische Forschung, welche unter Haeckels Führung im engsten Anschluß an die Anatomie und Systematik getrieben wurde, erfreute sich großer Aufmerksamkeit. Man fand die Lehre bestätigt, daß die normale Entwicklung immer mit dem Ei, d. h. mit einer Zelle beginnt, man beobachtete bis in die kleinsten Einzelheiten die Art und Weise, wie sich die Eizelle in zwei, vier, acht und in mehrere Tochterzellen zerlegt und wie durch deren weitere Teilung und Differenzierung einzelne Gewebe und Organe entstehen; man bemühte sich, durch aufmerksame Verfolgung der Zellteilungen zu erkennen, aus welchen Zellen der ersten Entwicklungsstadien das äußere, das mittlere und das innere Keimblatt (Ektoderm, Mesoderm, Entoderm) entstehen, aus welcher Embryonalzelle durch Teilung die Geschlechtszellen, aus welcher die Nervenzellen usf. sich entwickeln; die Keimblätter wurden für phylogenetisch äußerst wichtig und für eine Art Erinnerung an jene Zeit gehalten, wo die höheren Tiere nur aus drei elementaren, den Keimblättern ähnlichen Häuten bestanden haben; ein großer Nachdruck wurde auf die Beantwortung der Frage gelegt, aus welchem Keimblatt sich einzelne Gewebe des tierischen Körpers entwickeln.

Man beschrieb ferner die eigenartigen Larven verschiedener Tiere, der Echinodermen, der Meereswürmer, einiger Weichtiere und vor allem die Larven der sog. Manteltiere und des einfachsten Wirbeltieres, des *Amphioxus*; man suchte in ihren untereinander vielfach ähnlichen, vom entwickelten Tier dagegen sehr abweichenden Formen Beweise für ihr sehr hohes phylogenetisches Alter; sie sollten an die gemeinsamen Vorfahren der heute sehr verschieden differenzierten Tiere erinnern. Endlich unterschied man neben der normalen Entwicklung, welche mit der Eizelle anhebt, mehrere andere mehr oder weniger abnormale Entwicklungsarten, so die Knospung, Teilung, Entwicklung aus Spo-

ren u. ä. Eine möglichst minutiöse Beschreibung der normalen Embryonalentwicklung aller Tierformen und ihre phylogenetische Deutung bildete das eigentliche Ziel dieser Wissenschaft, während man anomale Entwicklungsarten (z. B. die heute im Mittelpunkte des Interesses stehenden Regenerations- und analoge Erscheinungen) eher für nebensächliche Kuriositäten zu halten geneigt war.

d) auf die Klassifikation.

Auf die Klassifikation wurde zwar von den Darwinisten weniger Nachdruck gelegt als von der vorangehenden Epoche, trotzdem aber wurde sie eifrig in der Form der „Stammbäume" gepflegt. Die systematischen Beziehungen der Organismen wurden von den Darwinisten nach denselben Grundsätzen beurteilt wie in früheren Epochen: man hielt diejenigen Organismen für miteinander verwandt, die einander ihrer anatomischen Beschaffenheit und ihrer Ontogenie nach ähnlich waren. Auf die physiologischen und psychischen Ähnlichkeiten achtete man weniger, indem man sie für bloße Folgen der Körperbeschaffenheit erklärte. Am beliebtesten waren zwei Typen von Stammbäumen: solche in der Form von verzweigten Bäumen, wo die Mannigfaltigkeit der Formen auf eine Urform zurückgeführt wurde („monophyletische" Entwicklung); andere Forscher nahmen dagegen einen „polyphyletischen" Ursprung der Organismenformen an; diese letzteren sollen aus einer Reihe von verschiedenen Ahnen entstanden sein und ihre etwaigen Ähnlichkeiten seien dann dem uniformierenden Einfluß der Umgebung (der „Konvergenz") zuzuschreiben. Aus Abneigung gegen Cuviers Typenlehre und um die große Mannigfaltigkeit der Tierformen nachzuweisen, suchte man ferner die Anzahl der höchsten Gruppen des Tierreichs möglichst zu vermehren.

e) auf die Paläontologie.

Die Paläontologie verlor in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts einen bedeutenden Teil des Ansehens, welches ihr in der vorangehenden Epoche zuteil geworden war. Die Tatsache könnte auffallend erscheinen: spielte doch im Darwinismus die Geschichte der Organismen, die eben den Gegenstand der Paläontologie bildet, die allererste Rolle! Allein der an Lyells Anschauungen anknüpfende Darwinismus setzte sich in Gegensatz zu den damals von Cuvier abhängigen paläontologischen Lehren und wurde auch von den Paläontologen meistens ungünstig aufgenommen. Während die Paläontologen vor allem auf die Tatsache mehr oder weniger zahlreicher in sich geschlossener Epochen des organischen Lebens Nachdruck legten, suchten die Darwinisten nach Beweisen für die Einheitlichkeit des Lebensstromes in der ganzen Vergangenheit und teilten der Paläontologie die sekundäre Aufgabe zu, unter den ausgestorbenen Organismen nach solchen Formen zu forschen, welche die Lücken des zoologischen Systems ausfüllen und die Tatsache der allmählichen Übergänge nachweisen könnten.

Es gelang nun wirklich den Paläontologen, eine Menge ausgestorbener Organismen zu entdecken, die von den jetztlebenden sich bedeutend unterscheiden und manchmal die Eigenschaften mehrerer, heute getrennter Gruppen in sich vereinigen. Namentlich der *Archäopteryx*, ein jurassischer Vogel, der in mehreren Eigenschaften an die Reptilien erinnert, und die mehrhufigen Pferde aus dem Tertiär bildeten eine mächtige Stütze für die Lehre von der Um-

wandlung der Formen. L. Rütimeyer, T. H. Huxley, K. Zittel, H. F. Osborn, E. Cope, M. Neumayr, O. Marsh und eine Reihe anderer haben die Paläontologie in den Dienst des Darwinismus gestellt.

f) auf die Anthropologie.

In einem viel höheren Grade als die Paläontologie wurde vom Darwinismus die Lehre vom ausgestorbenen Menschen gefördert. Die psychischen Eigenschaften des Menschen, auf welche die früheren Epochen das Hauptgewicht gelegt hatten und auf Grund deren sie sich berechtigt fühlten, einen grundsätzlichen Unterschied zwischen dem Menschen und dem übrigen organischen Reich aufzustellen, erklärten die konsequenten Darwinisten für eine bloße Folge der Körperstruktur, besonders der Größe und der Zusammensetzung des Gehirns. Der Mensch wurde, namentlich in populären Schriften, als ein höherer Affe geschildert, und man suchte auch paläontologisch seine Herkunft von den Tieren nachzuweisen. Diese Bemühungen wurden namentlich durch die Entdeckung des sog. Neandertalschädels und der zahlreichen Skelettreste des Diluvialmenschen, später der Überreste des affenähnlichen Menschen auf Java (*Pithecanthropus*) mächtig gefördert.

Über die Einzelheiten dieser Entwicklung, über die Umstände, unter welchen sich die Affen auf zwei Füße erhoben, einen größeren Gehirnumfang erreicht, die Sprache, die Intelligenz und alle übrigen für den Menschen charakteristischen Eigentümlichkeiten gewonnen haben, war man, wie leicht zu begreifen, sehr uneinig. Ein Einklang wurde auch in betreff der näheren Beschaffenheit der tierischen Vorfahren des Menschen nicht erreicht; man suchte dieselben meistens unter den anthropoiden Affen, doch auch unter den Halbaffen. Dem kühnen Auftreten der konsequenten Darwinisten ist es zu verdanken, daß, trotz der Uneinigkeit in den Einzelheiten, trotz des ausdauernden Widerspruches einflußreicher Anthropologen (u. a. Virchows), die wesentlichsten Gedanken der Darwinschen Theorie, daß nämlich die Menschheit die Erde bereits viele zehntausend Jahre bewohnt, daß der diluviale Mensch in seinen geistigen und körperlichen Eigenschaften vielfach niedriger und den Tieren ähnlicher organisiert war als die jetzigen Menschenrassen und daß er mit den Tieren blutsverwandt ist, allein als wissenschaftliche Thesen verteidigt werden können. An der Begründung der darwinistischen Anthropologie nahm auch Darwin selbst teil; vor allem war es aber Haeckel, der die Spekulationen über den Ursprung des Menschen vom Affen förderte; bis in die neueste Zeit fußt die theoretische Anthropologie auf den von ihm gelegten Grundlagen.

Unter dem Einflusse des Darwinismus lernte man den Menschen vorzugsweise als einen anatomisch gegebenen Körper auffassen: für die wichtigsten Merkmale des Menschen hielt man den Bau seines Gehirns, seiner Wirbelsäule, seiner Extremitäten, während man auf die psychischen Eigenschaften, auf die menschliche Intelligenz, auf die Sprache usf., welche in früheren Epochen den ausschließlichen Maßstab der Menschlichkeit bildeten, weniger Gewicht legte. Diese Auffassung erwies sich, trotz ihrer Einseitigkeit, fruchtbar, indem sie uns gewöhnte, nicht nur auf den Geist, sondern auch auf den gesunden und starken Körper zu achten. Die modern gewordene Pflege des Körpers, der

Kampf gegen die Überbürdung der Schuljugend, die durch Nietzsches Philosophie angeregte Wertschätzung der körperlichen Stärke und Gesundheit knüpfte sehr oft an darwinistische Argumente an.

Mit der materialistisch gedeuteten Anthropologie hingen eng die modernen Lehren vom Ursprung und von der Bedeutung der Menschenrassen zusammen. In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts stritt man vielfach darüber, ob alle Menschenrassen einen gemeinsamen Ursprung hätten oder ob nicht vielmehr jede Rasse von einem besonderen Adam abstammte. Darwins Theorie brachte diesen Streit zum Schweigen; die Lehre, daß einzelne Menschenrassen nur Varietäten einer und derselben Art darstellen und einem gemeinsamen Urvater entstammen, wurde fast allgemein vertreten; andererseits lernte man auch auf geringfügigere Unterschiede unter den Menschentypen achtgeben, als es die spezifischen Merkmale der Neger, der Indianer usw. sind, und begann noch unter den Europäern mehrere Rassen (Blonde, Brünette, Langköpfe, Kurzköpfe u. ä.) zu unterscheiden und die Lehre vom Kampfe ums Dasein auch auf diese anzuwenden. Die biologischen Hypothesen über die Entstehung der Menschheit, über die Bevorzugung der gesunden und kräftigen Individuen wurden mit hygienischen Vorschriften über die geeignete Lebensführung in Beziehung gebracht, und es wurde viel über ihren Wert für die Veredelung des Menschentypus nachgedacht. Auf diesem Wege gelangte man von den theoretischen Betrachtungen über die Entstehung und Umwandlung der Arten bis zu ganz konkreten Anschauungen über das Wesen und das Ziel der menschlichen Gesellschaft. Darwin selbst, dann H. Spencer, T. Huxley, W. H. Rolph, B. Carneri, Th. Ribot unter den älteren, L. Woltmann, H. S. Chamberlain, W. Schallmayer von den neueren haben solche Ideen gepflegt.

g) auf die Pflanzen- und Tiergeographie.

Auch die Pflanzen- und Tiergeographie erlebte unter dem Einflusse des Darwinismus bedeutende Veränderungen. In Buffons Schriften zum erstenmal angedeutet, wurde diese Wissenschaft vom deutschen Naturforscher und Reisenden P. S. Pallas begründet und von Al. Humboldt (1769—1859) ausführlich bearbeitet. Die Engländer L. Sclater und A. R. Wallace führten in diese Wissenschaft eine exaktere Methode ein; Wallace und Darwin deuteten ferner die tier- und pflanzengeographischen Tatsachen im Sinne der Entwicklungslehre. Wallace wies auf verschiedene Grade der Ähnlichkeit zwischen der Fauna und der Flora einzelner Erdgebiete hin und bemühte sich, mit Hilfe der Paläontologie die Richtungen anzugeben, in denen sich einzelne Typen der Organismen aus ihrer Urheimat über die Erde verbreitet haben, Darwin wieder dachte über die Mittel nach, welche einzelnen Organismen die Auswanderung aus ihrer Heimat ermöglichen. Die historische Erklärung der gegenwärtigen geographischen Verbreitung der Organismen erwies sich als sehr natürlich und bildete eine wichtige Stütze für die Wahrheit der Darwinschen Theorie.

In den letzten Dezennien lockern sich teilweise die Beziehungen der biologischen Geographie zum Darwinismus, indem die unter dem klassischen Darwinismus vorherrschende anatomisch-klassifikatorische Richtung vor einer physiologisch-ökologischen zurücktritt. Man betont heute an erster Stelle die

Lebensbedingungen, die jede Tier- und Pflanzenart nötigen, einen bestimmten Standort zu wählen. Diese Richtung wurde u. a. durch die zur Erforschung des Meeres unternommenen Expeditionen angeregt, zu denen besonders jene gehört, die Darwin auf dem Schiffe Beagle (1831—1836) unternommen hat, ferner die Challengerexpedition unter der Leitung von W. Thomson, die Planktonexpedition unter V. Hensen, die amerikanischen Expeditionen unter A. Agassiz und die Valdiviaexpedition unter der Führung von C. Chun. Gleichzeitig wurde auch die Süßwasserfauna und Flora durchforscht und auf die Lebensbedingungen der Meeres- und der Wassertiere viel neues Licht geworfen. Diese Forschungsrichtung verlor zwar die strukturellen Eigenschaften einzelner Formen keineswegs aus dem Auge, wurde aber immerhin durch das massenhafte Auftreten einzelner Arten, durch ihre vertikalen Wanderungen im Meere, durch die eigenartigen Lebensbedingungen in tiefen Wasserschichten dazu geführt, an erster Stelle diese Lebensbedingungen zu beachten und die historischen Betrachtungen an zweite Stelle zu schieben.

b) auf die Zellentheorie

Die in der vordarwinschen Periode begründete Zellentheorie wurde zwar von Darwin selbst nicht direkt für seine Lehre ausgenutzt, spielte aber nichtsdestoweniger in der darwinistischen Lebensauffassung eine wichtige Rolle. Vor allem zielte man auf die Erweiterung unserer Kenntnisse von der mikroskopischen Lebewelt. Die Vollkommenheit der Mikroskope erreichte eine kaum geahnte Höhe, und Hand in Hand damit vervollkommnete sich auch die mikroskopische Technik.

In den ersten Dezennien des 19. Jahrhunderts studierte man unter dem Mikroskop entweder ganze oder bloß mit Skalpell und Nadel zerzupfte Objekte. Erst gegen die Mitte des Jahrhunderts kamen verschiedene Reagenzien in Gebrauch, mit Hilfe derer man das zu untersuchende Objekt tötete und in einem der natürlichen Textur möglichst ähnlichen Zustande fixierte, dann mit Hilfe des Mikrotoms in feinste Schnitte zerlegte, mit verschiedenen Farbmitteln färbte und erst dann unter das Mikroskop brachte. Die Mannigfaltigkeit der Fixations-, Härtungs-, Färbungsmittel wuchs schier ins Unendliche; in gleichem Maße vermehrte sich begreiflicherweise die zytologische Literatur. Man beobachtete im Protoplasma verschiedene Strukturen und stritt darüber, ob eine Faden-, eine Körnchen- oder eine Schaumstruktur die wahre Struktur des Protoplasmas darstellt; die Schaumstruktur, von O. Bütschli verteidigt, hatte die zahlreichsten Anhänger. Doch mehr als für das Protoplasma interessierten sich die Zytologen für den in demselben eingeschlossenen Kern, welcher fixiert und gefärbt mannigfache Strukturen aufweist. Die Feinheit und Rätselhaftigkeit dieser Strukturen zog die Neugier der Zellenforscher an, und bald wurde das mikrochemische Studium des Zellkerns und seiner Bestandteile, der Chromosomen, des Zentrosoms, der sog. Nukleolen und der Kernveränderungen, welche während der Zellteilung auftreten, zum wichtigsten Gebiete der Zellforschung.

Das mikroskopische Studium bietet bereits an sich Interesse genug; dieses wurde überdies durch die darwinistische Auffassung der Lebewesen als Konglomerate von anatomisch gegebenen Organen unterstützt. Man suchte nämlich

die bereits weit vorgeschrittene vergleichende Anatomie dadurch zu verfeinern, daß man anstatt der Analyse des Körpers in einzelne Organe seine feinen Bestandteile, die Gewebe und die Zellen, in ihre Elemente zergliederte. Es entstanden infolgedessen Lehren, welche die darwinistischen Theoreme in die feinsten Bauelemente des Körpers projizierten: man sprach vom Kampf ums Dasein unter einzelnen Gewebsarten und Zellen (Weismann, Roux), man faßte die Chromosomen, d. h. kleine, im Zellkern in bestimmter Weise darstellbare Körperchen als die Träger der erblichen Anlagen auf, man bemühte sich, die im Zellkern sichtbaren Strukturen, die Vorgänge bei der Zellteilung und die Befruchtungserscheinungen durch verschiedene physikalische Analogien zu erklären, und man war überhaupt geneigt, den mikroskopischen Erscheinungen, verschiedenartigen in den Zellen ermittelten Körnchen und Vorgängen eine größere Bedeutung als den mit bloßem Auge wahrnehmbaren organischen Eigenschaften zuzuschreiben. Durch diese Forschungsrichtung wurde gleichzeitig die Vorliebe für die Erforschung der mikroskopisch kleinen Tiere und Pflanzen gefördert. W. Flemming, Ed. Straßburger, Th. Boveri, E. B. Wilson, O. Hertwig, A. Weismann, Y. Delage, O. Bütschli und eine große Reihe anderer Biologen haben dieser Forschungsrichtung ihre besten Kräfte gewidmet.

i) auf die Befruchtungs- und Erblichkeitslehre.

Das Problem der Befruchtung, das die Philosophen zu jeder Zeit besprochen, aber nie gelöst haben, wurde in dieser Epoche der Biologie am eifrigsten von den Zytologen als das Problem der Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Geschlechtszellkerns studiert. O. Hertwig gab dazu Anlaß, als er (1875) die Befruchtung auf jene von L. Auerbach (1874) beobachtete Vereinigung zurückführte. Die ganze Aufmerksamkeit der Forscher konzentrierte sich nun auf die Entstehung der Geschlechtszellen, auf ihre komplizierte Reifung, auf die unter dem Mikroskop im Zellkern sichtbaren Körperchen und deren veränderliche Gruppierung während der Befruchtung. Die Arbeit einer großen Reihe von Zytologen wies nach, daß die erwähnten Befruchtungserscheinungen bei allen Organismen in wesentlich derselben Weise verlaufen. Gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts galt das mikroskopische Studium der Befruchtungsvorgänge am getöteten, gefärbten und in Schnitte zerlegten Materiale für den modernsten Zweig der Biologie.

Durch die Kernstrukturen suchte man die Erblichkeitstheorien zu stützen. Auch außerhalb der fachmännischen Kreise haben viel Aufsehen die Hypothesen Ch. Darwins, A. Weismanns, C. v. Nägelis, H. de Vries' erregt, nach denen einzelne Eigenschaften, wie z. B. Farbe, spezifische Beschaffenheit einzelner Organe, die Disposition zu gewissen Krankheiten usw. an gewisse in der Eizelle und im Spermatozoon eingeschlossene Körperchen gebunden sein sollen.

Der allgemeine Hang zur atomistischen Auffassung der Organismen ließ ferner die Biologen großen Nachdruck auf die Art legen, wie die Organismen aus Zellen zusammengesetzt sind. Wie sich der Chemiker die Substanzen nicht anders als aus Molekülen und Atomen aufgebaut vorstellen kann, auf deren hypostasierte Eigenschaften er alle Eigenschaften der Körper zurückzuführen strebt, so huldigt man auch in der Biologie allgemein der Überzeugung, daß die Zellen

das eigentliche ursprünglich und für sich lebende Substrat des Organismus darstellen und daß alle Lebenserscheinungen als Offenbarungen des zellulären Lebens zu deuten sind. M. Verworn hat dieser Überzeugung in seiner berühmten „Allgemeinen Physiologie" den klarsten Ausdruck verliehen.

k) auf die Neurologie.

Diese Auffassung feierte auch in der Neurologie Triumphe, insbesondere seit der Zeit, da sich die auf Grund der vom italienischen Anatomen C. Golgi entdeckten Methode aufgestellten Theorien des spanischen Histologen Ramón y Cajal allgemeine Geltung verschafft haben. Nach Cajal ist das Nervensystem als ein Konglomerat von äußerst zahlreichen Nervenzellen, d. h. von funktionell unabhängigen Individuen aufzufassen, die nach dem Vorschlage W. Waldeyers Neurone genannt, zu der berühmten Neuronentheorie Anlaß gegeben haben. Wohl fand diese Theorie später gefährliche Gegner in dem magyarischen Histologen St. Apáthy und in dem deutschen Physiologen A. Bethe, die das Nervensystem als ein kontinuierliches Netz aufzufassen streben. Die Zellentheorie wird jedoch von diesen Biologen keineswegs bekämpft.

Charakteristik der darwinistischen Epoche.

Wir haben den Zustand der Biologie unter der Herrschaft des Darwinismus nur in den allgemeinsten Umrissen skizziert. Das definitive Urteil über die innere Wahrheit des Darwinismus und besonders des Phylogenetisierens mag wie immer ausfallen, niemand wird an der Tatsache zu rütteln vermögen, daß diese Epoche einen überwältigenden, noch nie dagewesenen Aufschwung der biologischen Forschung bedeutet. Äußerlich tat sich dies kund durch die Vermehrung wissenschaftlicher Veröffentlichungen, durch die Begründung biologischer Stationen, durch die Begründung einer kaum übersehbaren Reihe von periodischen Publikationen und durch die weitgehende Spezialisation der biologischen Forschung. Am Anfange des vorigen Jahrhunderts waren folgende biologische Gebiete als selbständige Disziplinen differenziert: systematische Zoologie und Botanik, Morphologie, Physiologie, Paläontologie, Naturphilosophie. Die Reihe der biologischen Disziplinen am Ende desselben Jahrhunderts ist nicht zu übersehen; statt der alten Morphologie allein haben wir z. B. jetzt folgende Disziplinen: deskriptive Anatomie (des Menschen, der Tiere), vergleichende Anatomie (der Wirbeltiere, der Wirbellosen), Organographie (der Pflanzen), Entwicklungsmechanik (Experimentalzoologie), Embryologie (deskriptive und vergleichende), Histologie, Zellenlehre, Neurologie, Erblichkeits-, Bastardierungs-, Variationslehre u. a. Von einzelnen dieser Gebiete (wie z. B. von der Entwicklungsmechanik der Tiere) hat man vor 100 Jahren keine Ahnung gehabt. Von der Medizin hat sich die Biologie unter Buffon und Linné emanzipiert; das Ende des 18. und der Anfang des 19. Jahrhunderts haben die allgemeinen Grenzen der Biologie gezogen; mit sachlichem Inhalt wurde diese Wissenschaft erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts erfüllt. Erst in dieser Epoche wurde auch die Bedeutung der Biologie für die allgemeine Weltanschauung und für das praktische Leben anerkannt.

In dem Enthusiasmus für die Darwinsche Theorie liegt zweifellos der am meisten charakteristische Zug dieser Epoche: man glaubte durch die Ent wicklungstheorie, durch den Kampf ums Dasein und durch die Lehre vom all-

mählichen Fortschritt alles definitiv erklären zu können. Seitdem hat sich die Stimmung der Öffentlichkeit verändert und der Glaube an die Allmacht der Darwinschen Prinzipien ist geschwunden; immerhin leben viele Ideen jener Epoche noch immer in den modernen Lehren weiter. Die durch die Darwinisten gepredigte Lehre vom einheitlichen und ununterbrochenen Strom des organischen Lebens auf der Erde, von der Blutsverwandtschaft aller Organismen untereinander, den Menschen mit einbegriffen, von der Bedeutung der Erblichkeit, der Variabilität, der Anpassung, die Lehre von einer auf Millionen Jahre geschätzten Dauer des Lebens, die Überzeugung, daß sich die Organismen durch ihr Leben gegenseitig bedingen und beeinflussen, daß sie einen nach gewissen Gesetzen beherrschten sozialen Körper bilden, alle diese Lehren bilden noch immer die Grundlage unserer modernen Anschauungen. Wir verdanken den Darwinisten die definitive Emanzipation von den Worten der Genesis und das stolze Bewußtsein, daß wir, als Biologen, Tatsachen vorbringen können, welche sich als von eminenter Bedeutung für die Anthropologie, Linguistik, Soziologie, Ethik, Geschichtsschreibung usw. erwiesen haben. In älteren Zeiten galt die Astronomie (und Mathematik) für die höchste Wissenschaft; im 18. Jahrhundert nahm die Physik die erste Stelle ein; dank den Entwicklungstheoretikern wurde in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Lehre vom Leben als die höchste unter den Wissenschaften angesehen.

Die für diese Epoche charakteristische Spezialisation der wissenschaftlichen Arbeit und die Massenproduktion der Entdeckungen hatte wohl manche Schattenseiten: die Spezialisten, allzusehr in die Erforschung ihres manchmal nur durch äußerliche Grenzen bestimmten Gebietes vertieft, verloren die Fühlung mit allgemeinen Problemen der Biologie; die Diskussion der biologischen Theorien diente nicht selten zum ungeschickt umgehängten Deckmantel für die Geistlosigkeit der positiven Arbeit. Unzählbare neue Beobachtungen wurden ausgeführt; dadurch wurde aber der Begriff der Entdeckung verflacht und seiner kostbaren Seltenheit beraubt; die Sucht nach Entdeckungen um jeden Preis ließ die Forschung manchmal in eine handwerksmäßige Kleinarbeit ausarten; die Konzentration der Forschung in den Hochschullaboratorien hatte zur Folge, daß die Wissenschaft, welche wesentlich im freien Schaffen einer unabhängigen Individualität bestehen soll, manchmal zu einem toten Amt wurde; es war ferner im Geiste der Zeit begründet, daß man mehr die Wissenschaft im allgemeinen als einzelne wissenschaftliche Individualitäten achtete und für die menschliche Seite der Forschung wenig Interesse zeigte. Wegen solcher Mängel, welche schließlich in irgendeiner Form jede praktische Durchführung eines Ideals begleiten, sollen aber die großen Errungenschaften jenes Zeitalters der Biologie nicht übersehen werden. Die Überzeugung, daß man durch die Wahrheiten des Darwinismus und durch die biologischen Lehren die Welt erobern kann, bemächtigte sich der Geister, und es entstand ein großartiges Streben, dieses Ideal zu verwirklichen. Heute, wo die Sehnsucht nach einer mehr idealistischen Auffassung des Lebens überall um sich greift, wird die darwinistische Epoche oft als der Philosophie abgeneigt geschildert — mit Unrecht, denn Darwin, Huxley, Haeckel, Spencer waren alle bedeutende philo-

sophische Erscheinungen; war auch ihre Philosophie, an dem heutigen Maßstabe gemessen, nicht tiefsinnig genug, so strebte sie wieder danach, praktisch und lebensfrisch zu werden, allen Menschen, nicht nur den höheren Kasten und nicht nur der Schule, zugänglich zu sein; verzichtete auch jene Philosophie auf metaphysische Ideale, so suchte sie wieder diese Welt zu erkennen und zu verbessern. Die demokratischen Ideale jener Kulturepoche fielen in der Biologie auf einen sehr günstigen Boden; die Hochschätzung der Kleinarbeit, der Glaube an den stetigen Fortschritt, die Abneigung vor dem Individualismus und vor der Metaphysik, das Bestreben, die Biologie zu einer praktischen Wissenschaft umzugestalten und ihre Errungenschaften zu popularisieren, stimmte mit dem Demokratismus der Zeit überein. Alle Welt glaubte an die Macht der biologischen Bildung, und keine Mühe war den Führern jener Kulturepoche zu groß, wenn es galt, den Horizont unserer Kenntnisse zu erweitern. Die großen Expeditionen zur Erforschung der Ozeane haben wir bereits erwähnt; es wurden zoologische Stationen an den Meeresufern gegründet, vor allem die von dem treuen Anhänger Darwins A. Dohrn ins Leben gerufene Zoologische Station in Neapel, wo sich der Forscher an Ort und Stelle über das Leben und die Organisation der Meeresfauna und Flora belehren kann. Nach dem Vorbilde der Neapler Station wurde eine ganze Reihe anderer gegründet. Auch die biologischen Institute an den Hochschulen wurden, wenigstens in einigen Fällen, mit großem Aufwand ausgerüstet — vergessen wir nicht, daß es am Anfange des 19. Jahrhunderts an den Universitäten noch überhaupt keine Laboratorien für die anatomische oder physiologische Forschung gegeben hat. Das Bewußtsein der internationalen Solidarität der Forscher wurde im 19. Jahrhundert mächtig gefördert: es war die Zeit der großartigen Kongresse der Biologen. Die Internationalität der Wissenschaft galt als Grundsatz, und gar manche Nation fand erst zu dieser Zeit die Gelegenheit, ihre Fähigkeiten durch die Pflege der biologischen Forschung zu betätigen. Die Universitäten feierten Triumphe, und die Tatsache, daß die deutschen Universitäten am besten organisiert waren, ist gewiß dafür entscheidend gewesen, daß zu jener Zeit die Biologie vor allem für eine deutsche Wissenschaft galt. Und wenn es sich um das Verhältnis der Biologie zu den allgemeinen Kulturbestrebungen der Menschheit handelt: zur Zeit, als Darwin und Haeckel ihre Systeme begründet haben, waren die Begriffe „Kultur“ und „Wissenschaft“ fast gleichbedeutend, und unter Wissenschaft verstand man damals an erster Stelle die Biologie.

Literatur.

Zum weiteren Studium der Geschichte der Biologie eignen sich u. a.:

CARUS, 1872: Geschichte der Zoologie. München.
RÁDL, 1905—1909: Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde. Leipzig.
—, 1913: 2. Aufl. von Bd. I.
SACHS, 1875: Geschichte der Botanik. München.
MAY, W., 1914: Große Biologen. Berlin und Leipzig.

Man beachte auch die historischen Einleitungen der verschiedenen Artikel dieses Bandes und der übrigen biologischen Bände der „Kultur der Gegenwart“, namentlich des die Abstammungslehre behandelnden Bandes 4.

DIE RICHTUNGEN DER BIOLOGISCHEN FORSCHUNG MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER ZOOLOGISCHEN FORSCHUNGSMETHODEN.

Von

Alfred Fischel.

Einleitung.

Der Begriff „Biologie" wird verschieden aufgefaßt: Den Einen bedeutet er die wissenschaftliche Erkenntnis alles Lebendigen im weitesten Sinne, also alle Forschung, welche Lebewesen betrifft; den Anderen ist Biologie bloß die Lehre von den allgemeinen Lebenserscheinungen — „allgemeine Biologie". In dem ersterwähnten Sinne gebraucht umfaßt der Begriff auch alle jene Tatsachen, welche speziell nur für die einzelnen Lebewesen gelten — „spezielle Biologie"; im zweiterwähnten Sinne nur jene, welche eine mehr allgemeine Bedeutung besitzen.

In welchem Sinne man nun auch den Begriff Biologie auffassen mag, jedenfalls ist die Methodik, deren sich die biologische Forschung bedienen muß, eine sehr vielseitige. Denn, um das Leben in seiner ungeheueren Kompliziertheit zu erfassen, ist es notwendig, zu versuchen, ihm von verschiedenen Seiten her, also auf verschiedene Art, beizukommen.

Diese Methodik hat sich naturgemäß nur langsam und allmählich, besonders aber in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts entwickelt. Sie kann geradezu als eine Errungenschaft erst unserer Kultur bezeichnet werden und sie wird demnach auch von deren Entwicklung beeinflußt.

Bedeutung der Technik und der Arbeitsteilung.

Was diese Kultur kennzeichnet, ist vor allem der Fortschritt auf technischem Gebiete. Vervollkommnung der Technik kennzeichnet u. a. auch den Fortschritt der biologischen Forschung. Und wie der allgemeine Fortschritt auf technischem Gebiete ganz besonders durch ein immer schärfer sich ausprägendes Prinzip, das der Arbeitsteilung, bedingt wird, so ist auch Arbeitsteilung das Prinzip, das den Fortschritt in der biologischen Technik wesentlich, wenn auch nicht ausschließlich beeinflußt.

Zwei Umstände sind es, welche diese fortschreitende Arbeitsteilung notwendig machen: Einmal die stetig wachsende Summe des Wissens, die zu einer fortschreitenden Einengung des von einem Einzelnen überblickbaren Wissensgebietes führt, ihn daher zur Spezialisierung zwingt; ferner — und nicht in letzter Linie — die kontinuierliche Steigerung der Kompliziertheit der biologischen Methodik, welche nicht bloß die Spezialisierung des Individuums, sondern oft auch jene der Arbeitsstätten erfordert.

Beispiele für diese fortschreitende Arbeitsteilung lassen sich aus allen Gebieten der Biologie, besonders aber aus dem der menschlichen Biologie erbringen. Aus naheliegenden Gründen ist speziell die Erforschung der Natur des Menschen seit jeher mit besonderem Eifer gepflegt worden, so daß der Mensch das im Verhältnis zu seiner Komplizität am besten erkannte Naturobjekt darstellt. Es ist nun noch nicht allzulange her, daß an unseren Hochschulen alles, was man vom normalen und kranken Menschen wußte, von einem oder nur von sehr wenigen Lehrern tradiert werden konnte, zumeist sogar auch noch zusammen mit der Zoologie oder Botanik. Und bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts hat selbst noch an der Berliner Universität bloß eine Lehrkanzel für Disziplinen bestanden, die heute auf drei Lehrkanzeln — Anatomie, Physiologie, Pathologie — verteilt sind; diese Teilung ist aber gegenwärtig schon eine unzureichende, da heute niemand mehr imstande ist, auch nur eines dieser Gebiete ganz zu beherrschen. Trotz der offiziellen Einheit ist demnach auch jedes dieser Gebiete in Wirklichkeit wieder in mehrere Abteilungen zerfallen und jeder Anatom oder Physiologe oder Pathologe ist, wenigstens seiner Arbeitsart nach, zumeist nur Spezialist in einer von diesen Abteilungen. — Da die Biologie des kranken Menschen naturgemäß das größte, weil praktische Interesse erregt und die weitestgehende Förderung erfährt, ist allmählich auf diesem Gebiete auch die hochgradigste Spezialisierung eingetreten, die heute noch fortschreitet.

Während ferner noch vor wenigen Jahrzehnten die zur biologischen Forschung verwendete Methodik zumeist so einfach war, daß sie — wenn überhaupt — nur nebenbei in den Lehrbüchern der einzelnen Disziplinen erwähnt wurde und keiner besonderen Darstellung bedurfte, gibt es jetzt eigene Hand- und Lehrbücher für die Untersuchungsmethoden der einzelnen Spezialgebiete der Biologie und besondere Zeitschriften (z. B. Zeitschrift für biologische Technik und Methodik; Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie) sind notwendig, um die zahlreichen Erfindungen und Verbesserungen in der biologischen Technik zu registrieren und rasch allen Interessenten bekanntzugeben.

Dies alles ist der Ausdruck dafür, daß der Fortschritt in der Biologie mit jenem in der biologischen Technik enge verknüpft ist. Die Fundamente der Biologie können nur auf sichergestellten Tatsachen ruhen, und wirkliche Förderung erfährt die Biologie vor allem durch das, was als neue und sicher erforschte Tatsache dem schon bekannten Wissensschatze hinzugefügt werden kann. Hierzu aber ist eine sichere und sich immer mehr vervollkommnende Untersuchungstechnik unbedingtes Erfordernis.

So hoch aber auch die Bedeutung der Technik für den Fortschritt in der Biologie eingeschätzt werden muß, so irrig wäre es, in der Technik allein das fördernde Element in der biologischen Forschung erblicken zu wollen. Auch die Biologie kann vielmehr, wie jede andere Wissenschaft, deduktiv ermittelte Theorien und Hypothesen nicht entbehren, ja, sie vor allem weisen der Forschung neue Ziele und bestimmen neue Forschungsrichtungen. Die Technik ist nur das Mittel der Untersuchung, das Ziel der Untersuchung selbst jedoch ist in letzter Linie ein ideelles. —

Trotz der großen Zahl und der Verschiedenheit der biologischen Forschungsmethoden lassen sich, wenn man das diesen Methoden zugrundeliegende wesentliche Moment berücksichtigt, doch alle in bloß zwei Hauptgruppen einordnen.

Beschreibende Methoden.

Die eine von diesen beiden Gruppen kann als die der beschreibenden, „deskriptiven" Methoden bezeichnet werden. Ihr Ziel ist es, die Eigenschaften der Organismen möglichst genau zu schildern. Mit ihrer Hilfe versucht die Morphologie (oder Anatomie) die gestaltlichen Verhältnisse der Lebewesen festzustellen, und zwar sowohl bei den erwachsenen — Anatomie im engeren Sinne — als auch bei den in Entwicklung begriffenen — Entwicklungslehre, Keimesgeschichte, Embryologie oder Ontogenie — sowie endlich auch bei den ausgestorbenen, nur fossil erhalten gebliebenen Organismen — Paläontologie. Mit dem Vergleiche dieser gestaltlichen Verhältnisse befassen sich die vergleichende („komparative") Anatomie, Entwicklungslehre und Paläontologie, die hierbei auch den Zweck verfolgen, die Abstammung und Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Organismenarten, also die sog. Stammesgeschichte oder Phylogenese, zu ermitteln. Speziell die Lebensweise und die Anpassungsverhältnisse der fossilen Organismen sucht die Paläobiologie zu ermitteln.

Besondere biologische Forschungsarten versuchen ferner die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Lebewesen zu ergründen.

Experimentelle Methoden.

Die zweite Gruppe der biologischen Forschungsmethoden ist durch die Verwendung des Versuches, des Experimentes, charakterisiert: Experimentelle Methoden. Diese Methodik wird in der Physiologie und Pathologie verwendet, um die Verrichtungen (Funktionen) der Organe des normalen und des kranken Organismus kennen zu lernen; die Entwicklungsmechanik oder kausale Morphologie bedient sich ihrer, um die Ursachen zu ermitteln, welche die Entstehung und die Erhaltung der Lebewesen bewirken; die experimentelle Psychologie endlich sucht mit ihrer Hilfe das psychische Leben zu ergründen.

Damit sind nur die Hauptgebiete der biologischen Forschung und die Grundprinzipien der von ihnen verwendeten Methodik bezeichnet; ihre genauere Aufzählung bleibt der im folgenden zu gebenden speziellen Darstellung überlassen. Dabei haben wir uns vor Augen zu halten, daß uns an allem Lebendigen drei Eigenschaften als wesentlich besonders interessieren: die Gestalt, die Funktion der einzelnen Gestaltteile und das psychische Leben.

I. Die beschreibenden Methoden und die beschreibenden Forschungsrichtungen.

Ziele der beschreibenden Methoden.

Die nächstliegende Aufgabe jeder biologischen Forschung muß naturgemäß darin bestehen, die gestaltlichen Verhältnisse der Lebewesen möglichst genau kennen zu lernen. In der Tat ist dies auch das Ziel der ältesten biologischen Methode, der Methode der „anatomischen" Beschreibung der Lebewesen. Sie erfolgte früher und erfolgt auch heute noch zunächst ohne besondere Hilfsmittel: Es wird mit möglichster Genauigkeit festzustellen versucht, was man mit den menschlichen Sinnesorganen, in erster Linie natürlich mit dem Auge, an

dem betreffenden Lebewesen wahrzunehmen vermag. Das Anwendungsgebiet dieser Methode ist ein unabsehbar großes, da es nicht bloß sämtliche Arten der heute lebenden und der bereits ausgestorbenen, nur fossil erhaltenen Organismen (Pflanzen und Tiere), sondern auch jene Formen umfaßt, welche die Organismen bei ihrer Entwicklung und während ihres Lebens durchlaufen; auch die Varietäten und abnormen Erscheinungsweisen fallen in dieses Gebiet. Das Bedürfnis, eine Übersicht über das auf diese Weise ermittelte kolossale und stetig wachsende Tatsachenmaterial zu gewinnen, hat frühzeitig zu Bestrebungen geführt, deren Resultat die Aufstellung einer Systematik bildet. Ihr Zweck ist die Zusammenordnung der einzelnen Arten auf Grund der Übereinstimmung oder Ähnlichkeit ihrer Merkmale und ihre Gruppierung zu Gattungen, Ordnungen, Abteilungen eines „Systems". Das Bestreben, diese Systematik nicht bloß als Ausdruck des seiner äußeren Erscheinung nach Zusammengehörigen, sondern auch — im Sinne der Deszendenztheorie — als Ausdruck der gegenseitigen Verwandtschaft und Abstammung auszubilden, hat dazu geführt, diese beschreibende Methode reicher auszugestalten und ihr eine tiefere Bedeutung zu geben. Die Anwendungsart und die Frage der Berechtigung der deskriptiven Forschung nach dieser Richtung hin können von uns erst erörtert werden, nachdem wir die einzelnen Arten dieser Methodik kennen gelernt haben. Als solche können wir unterscheiden: Die makroskopische und die mikroskopische Untersuchungsmethode sowie die vergleichende (komparative) Methode.

Makroskopische Untersuchungsmethoden.

1. Die makroskopischen Untersuchungsmethoden. Man versteht darunter die ohne Zuhilfenahme des Mikroskopes, also mit freiem Auge, angestellte Untersuchung. Sie stellt zunächst die äußere Erscheinungsform des betreffenden Lebewesens fest, soweit dies durch die bloße Betrachtung — Inspektion — und Betastung — Palpation — möglich ist.

Wesentlich vervollständigt wird diese Untersuchungsart durch die Methoden der anatomischen Untersuchung im engeren Sinne, für welche der deutsche Ausdruck: Zergliederungsmethode, wenigstens seinem Wortlaute nach, nur ein unvollkommener ist.

Die systematische Zergliederung hat zunächst den Zweck, die einzelnen Organe für sich allein rein darzustellen, um ihre Beschaffenheit näher kennen zu lernen, dann aber auch, um ihren gegenseitigen Zusammenhang zu ermitteln und auf diese Weise die ganze Organisation des betreffenden Lebewesens festzustellen. Sind auch die Hilfsmittel dieser Untersuchungsart im wesentlichen diejenigen des Chirurgen — Messer, Schere, Pinzetten und dgl. —, so kommen für gewisse Organe noch speziellere Methoden in Betracht. Zur Darstellung der Knochen z. B. ist außer der Zergliederung noch eine besondere Art der Entfernung aller Weichteile, Entfettung und Bleichung notwendig, wobei chemische Körper zur Hilfe herangezogen werden. Diese verwendet man auch bei der Untersuchung gewisser Eingeweide oder bei der Verfolgung der feineren Nervenverzweigungen.

Eine besondere Darstellungsart erfordern die Blutgefäße. Zwar lassen sich die größeren durch die Zergliederungsmethode darstellen. Will man aber eine Übersicht der gesamten Gefäßbahnen gewinnen, und will man vor allem die kleineren

und kleinsten Gefäße kennen lernen, so bedient man sich der Methode der Injektion: Die eventuell vorher entbluteten Gefäße werden mit einer farbigen Flüssigkeit gefüllt und auf diese Weise in den Geweben deutlich sichtbar gemacht; oder es wird zur Injektion eine durch e n Lösungsmittel flüssig gemachte Farbmasse verwendet, die nach der Injektion erstarrt und nunmehr die Gefäße als feste, farbige Stränge leicht zu erkennen und zu präparieren gestattet. Auch das ebenfalls flüssige Quecksilber wird zu diesem Zwecke — namentlich bei der Darstellung der Lymphgefäße — verwendet.

Als weiteres Hilfsmittel bei dieser Methode dient die Aufhellung und das Durchsichtigmachen der Körperteile, wodurch die Verfolgung der Gefäßbahnen auch im unpräparierten Organe möglich ist. Diese Aufhellungsmethode kann natürlich auch ohne gleichzeitige Injektion der Blutgefäße mit Vorteil zur Darstellung mancher Organisationsverhältnisse verwendet werden.

Eine weitere Methode besteht darin, die Blutgefäße eines Organes mit einer besonderen Masse auszufüllen und dann das Organ mit chemischen Mitteln derart zu bearbeiten, daß zwar das eigentliche Organgewebe, nicht aber die Gefäße vernichtet und beseitigt werden: Methode der Korrosion. Man erhält auf diese Weise den reinen Abguß der Blutbahnen.

Korrosion.

Eine besondere Technik ist notwendig, wenn es sich darum handelt, die dargestellten Präparate nicht bloß zu vorübergehendem Studium zu verwerten, sondern auch dauernd zu erhalten und z. B. für Lehr- und Schauzwecke in Lehrmittelsammlungen und Museen zu benutzen. Seit langem kannte man für diesen Zweck als vorteilhaft die Methode der allmählichen Entwässerung und Aufbewahrung in Alkohol. Es handelt sich hierbei um die Verhinderung der Fäulnis, um die Fernhaltung oder Vernichtung der Fäulniserreger, also um das Prinzip der Antisepsis, das in der Chirurgie so segensreiche Folgen gezeitigt hat. Gerade der Fortschritt, den das Studium der Antisepsis durch die Erfolge der Chirurgie erfahren hat, lehrte uns eine ganze Reihe chemischer Stoffe kennen, die imstande sind, eine zeitlich unbegrenzte Erhaltung derartiger anatomischer Präparate zu bewirken, und zwar weit besser noch als der früher allein benutzte Alkohol, weil diese Stoffe außer der Konservierung auch noch eine weit bessere Erhaltung der natürlichen Formen, ja sogar auch eine Fixierung der natürlichen Farben bewirken. So ist man heute imstande, Präparate herzustellen, welche Lagerung, Form und Farbe der Organe in lebenstreuer Weise wiedergeben.

Durch die Ausbildung dieser Methoden ist es auch möglich geworden, ganze Objekte nach ihrem Tode erhalten und vor der Fäulnis schützen zu können, so daß sie nach beliebigen Zeiträumen näher untersucht, zergliedert und zur Anfertigung bestimmter Präparate verwendet werden können.

Endlich bedient man sich für Lehr- und Schauzwecke sowie zur besseren Veranschaulichung komplizierterer formaler Verhältnisse auch der Methode der Modellierung, die den Vorteil bietet, die speziell interessierenden Verhältnisse in beliebiger Vergrößerung, also anschaulicher darzustellen, durch besondere Färbung besser hervorzuheben u. dergl. m. Als Material für solche Modelle wird Wachs, Gips u. a. m. verwendet.

Die letzterwähnten Methoden sind besonders dann wichtig, wenn es sich nicht allein darum handelt, die einzelnen Organe, sondern auch ihre gegenseitigen Lagebeziehungen — ihre topographischen Verhältnisse — darzustellen, weil diese durch die Zergliederung allein oft überhaupt nicht oder nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden können.

Bis in die jüngste Zeit war man bei der Ermittlung der inneren Organisation auf diese Untersuchungen am toten Objekte beschränkt — wenn man von den gelegentlichen bei Operationen am Lebenden vom Chirurgen gewonnenen Aufschlüssen über diese Organisationsverhältnisse absieht. Durch die Röntgenstrahlen haben wir jetzt ein Mittel gefunden, auch am Lebenden innere Organe zu beobachten und auf diese Weise ihre Lagerung und ihre eventuellen Bewegungen und Formänderungen im Leben feststellen zu können.

Mikroskopische Untersuchungsmethoden.

2. Die mikroskopischen Untersuchungsmethoden. Eine außerordentliche Vertiefung unserer Kenntnisse über den Aufbau der Organismen erfolgte durch die Einführung des Mikroskopes als Hilfsmittel der biologischen Methodik. Zwar wurde das „Vergrößerungsglas" bald nach seiner Erfindung, also schon im Beginne des 17. Jahrhunderts, in diesem Sinne verwertet; aber seine ausgiebige Verwendung und vor allem seine Vervollkommung und die Ausbildung der entsprechenden Untersuchungsmethodik datiert erst seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts. Damals erst wurde die für die Biologie fundamentale Anschauung begründet, daß sämtliche Organismen aus im Prinzip gleichartigen Strukturelementen — den „Zellen" — zusammengesetzt und daß diese — als „Elementarorganismen" — die eigentlichen Träger aller Lebensvorgänge, der normalen sowohl wie der krankhaften, sind. Das Bestreben, diese Elemente möglichst genau kennen zu lernen, ließ die mikroskopischen Untersuchungsmethoden alsbald in den Vordergrund treten. Die Folge war, daß sich einerseits die Physiker bemühten, das Mikroskop zu einem immer leistungsfähigeren Instrumente zu gestalten, während anderseits die Biologen die Methoden, welche zur Adaptierung der Objekte ihrer Forschung für die mikroskopische Untersuchung notwendig sind, immer besser ausgestalteten. Es ist nämlich oft überhaupt nicht möglich und ist ferner immer unzureichend, ein organisches Gebilde ohne vorherige besondere Behandlung mikroskopisch zu untersuchen. Diese Vorbehandlungsmethoden sind außerordentlich mannigfache und bilden fast eine Wissenschaft für sich.

Die Resultate der Mikroskopie sind derart bedeutungsvoll geworden, daß heute kein Zweig der Biologie des Mikroskopes als Hilfsmittel der Untersuchung entraten kann. Nach ihm, als wichtigstem Untersuchungsmittel, ist in der tierischen, wie auch in der pflanzlichen Anatomie ein eigener Wissenszweig benannt als mikroskopische Anatomie, Histologie oder Gewebelehre, die selbst wieder in die normale und pathologische zerfällt; der Bakteriologie ist es nur mit Hilfe des Mikroskopes möglich, die sie interessierenden Organismen zur Anschauung zu bringen; aber auch in einem physiologischen oder physiologisch-chemischen Institute und ganz besonders am Krankenbette ist das Mikroskop unentbehrlich.

Die mikroskopische Untersuchung kann am lebenden und am toten Objekte vorgenommen werden.

Untersuchung am lebenden und überlebenden Objekte.

Die Untersuchung am unversehrten Körper des Lebenden ist zumeist nur möglich, wenn es sich um kleine und durchsichtige Organismen handelt, und sie läßt ferner nur selten starke Vergrößerungen zu. An größeren Organismen ist eine derartige Untersuchung nur an Körperteilen möglich, die ohne schwere Verletzung präparierbar und möglichst durchsichtig sind (z. B. die Schwimmhaut, das Bauchfell, die Nickhaut des Frosches u. a. m.). Handelt es sich um Organismen, die im Wasser leben, so kann man sie — allerdings nur mit schwächeren Vergrößerungen — direkt im Aquarium beobachten, und es sind zu diesem Behufe eigene Aquarienmikroskope konstruiert worden, welche es z. B. auch gestatten, den Bewegungen der Tiere mit dem Mikroskope zu folgen. Für gewöhnliche Untersuchungen stellt man sich eine Art kleiner Aquarien in Gestalt der sog. feuchten Kammern her, innerhalb welcher man die Organismen auch leicht der Einwirkung bestimmter Temperaturen, Gase, chemischer Stoffe zu Versuchszwecken aussetzen kann.

Diese ohne besondere Vorbehandlung der Untersuchungsobjekte ausführbaren Methoden sind deshalb unvollkommen, weil am lebenden Objekte manche Unterschiede der Struktur nicht scharf genug hervortreten. Eine Verbesserung dieser Methodik wurde dadurch erreicht, daß man Farbstoffe (Neutralrot, Methylenblau, Vesuvin u. a.) kennen lernte, welche die Lebenstätigkeiten der Organismen nicht beeinträchtigen und dennoch gewisse Gebilde in den Zellen zu färben und dadurch sichtbar zu machen oder stärker hervorzuheben vermögen. Mit dieser sog. „Methode der Lebendfärbung" ist es z. B. gelungen, besondere Zellbestandteile, ja sogar besondere Zellarten zu ermitteln, bei gewissen Tieren das Nervensystem am Lebenden sichtbar zu machen u. a. m. Der verschiedene Ausfall dieser Färbung kann ferner oft auch als Maßstab für funktionelle Veränderungen, für chemische Vorgänge in den Zellen verwertet werden.

Das Anwendungsbereich dieser Methode ist naturgemäß ein beschränktes, wie das der Untersuchung am Lebenden überhaupt. Doch ist eine Erweiterung dieser Untersuchungsart dadurch möglich, daß man ja auch Gewebsteile aus dem Organismus entfernen und sofort — gefärbt oder ungefärbt — untersuchen kann. Selbst wenn diese Gewebsteile aus dem unmittelbar vorher abgetöteten Organismus stammen, weisen sie zunächst noch denselben Strukturzustand wie im Leben auf, da bedeutendere morphologische Veränderungen der Zellen erst längere Zeit nach dem Tode bzw. nach der Entnahme aus dem Körper auftreten. Die „Untersuchung am Überlebenden" wird denn auch vielfach angewendet, und sie darf überhaupt niemals ganz unterlassen werden. Um hierbei die dem Körper entnommenen Gewebsteile möglichst lange unverändert erhalten zu können, wird die Untersuchung derselben in Flüssigkeiten ausgeführt, welche jenen möglichst gleichen, die das betreffende Gewebe im lebenden Körper umspülten; also, wenn sie zu beschaffen ist, die der betreffenden Tierart und dem gleichen Körperorgane selbst entnommene Gewebsflüssigkeit oder aber das Blutserum, das aus dem Auge entnommene sog. Kammerwasser oder endlich

künstlich bereitete Salzlösungen von mit den Körpersäften im wesentlichen analoger physikalisch-chemischer Natur.

Untersuchung am abgetöteten Objekte.

Obzwar nun die Untersuchung des lebenden oder überlebenden Gewebes unerläßlich ist, so reicht sie allein zur vollen Erkenntnis der mikroskopischen Strukturen doch nicht aus. Hierzu ist vielmehr noch die Untersuchung am abgetöteten Objekte notwendig. Die Objekte müssen jedoch zu diesem Zwecke derart vorbehandelt werden, daß sie die ihnen im Leben zukommende Struktur möglichst unverändert behalten. Durch diese Art der Fixierung des Objektes wird erreicht, daß einer sorgfältigen, mit den stärksten Vergrößerungen möglichen Untersuchung zeitlich keine Grenzen gesetzt sind, und ferner vermag man auf diesem Wege auch die Wirkung verschiedener Behandlungsmethoden auf ein und dasselbe Objekt zu prüfen, gegeneinander abzuwägen und so das Wesentliche vom Unwesentlichen zu unterscheiden. Allerdings ist die hierzu erforderliche Methodik eine ziemlich komplizierte. Hierbei können als wesentlich drei Faktoren unterschieden werden:

A. Die Abtötung des Gewebes unter gleichzeitiger Erhaltung der normalen Struktur — „Fixierung", „Konservierung" (mit nachfolgender Entwässerung: „Härtung").
B. Die Färbung besonderer Elemente in dem Gewebe.
C. Die Adaptierung des fixierten und gefärbten Objektes zur mikroskopischen Untersuchung und zur dauernden Aufbewahrung.

Fixierung.

A. Da es der Zweck der Fixierung ist, nicht nur das Gewebe abzutöten, sondern auch an dem abgetöteten Objekte die für das lebende Objekt charakteristischen strukturellen Verhältnisse möglichst naturgetreu zu erhalten, so darf vor allem nicht schon totes oder absterbendes, sondern muß frisches, lebendes Gewebe fixiert werden und die Fixierung selbst muß durch Mittel erfolgen, welche das Gewebe so rasch, förmlich blitzartig abtöten, daß keine Zeit zum Eintritte morphologischer Veränderungen bleibt. Die hauptsächliche Wirkung dieser Mittel ist die, daß sie eine Gerinnung der im wesentlichen aus Eiweißstoffen bestehenden lebendigen Grundsubstanz der Gewebe verursachen. Allerdings wird hierdurch das Aussehen dieser Substanz etwas verändert, doch besitzen wir nach dieser Richtung hin eine Korrektur unserer Beobachtungen am abgetöteten Objekte durch die Untersuchung des lebenden oder lebensfrischen Gewebes. Im übrigen aber wird die Organisation der Körpergewebe durch diese Mittel nicht oder nicht wesentlich verändert.

Von den zu diesem Zwecke verwendeten Mitteln sind nur zwei rein physikalischer Natur: Wärme und Kälte, in bestimmter Weise angewendet, können auf manche Gewebe fixierend einwirken. Alle übrigen Mittel — und sie sind die zumeist angewendeten — sind chemischer Natur und werden als Flüssigkeiten verwendet. Ihre Zahl ist eine sehr große und ihre Wahl, sowie Art und Dauer ihrer Einwirkung erfolgt nach der Art des Organismus und nach der Art des Gewebes, welches man speziell untersuchen will. Da eine ausführliche Anführung dieser Mittel hier unmöglich ist, seien als wichtigste bzw. am häufigsten verwendete nur genannt: Osmiumsäure, Chromsäure,

Kaliumbichromat, Pikrinsäure, Sublimat, Platinchlorid, Alkohol, Formol, Essig-, Salpeter-, Schwefelsäure. Diese Mittel werden zumeist nicht allein, sondern in zahlreichen Kombinationen verwendet, welche, da es eine universell brauchbare Fixierungsflüssigkeit nicht gibt, nach Objekt und Zweck der Untersuchung variieren. Die Fixierung wird im allgemeinen bei Zimmertemperatur vorgenommen, mitunter auch — schneller — bei höherer („Brut"-) Temperatur; große Objekte werden wohl auch in der Kälte gehalten, um die Fäulnis im Inneren zu verhüten, weil die Fixierungsflüssigkeit oft mehrere Tage braucht, um bis zum Inneren dieser Objekte vorzudringen. Stets ist ein häufiger Wechsel der Fixierungsflüssigkeit notwendig, weil sie durch die aus dem Gewebe austretenden Flüssigkeiten verdünnt oder in anderer Weise chemisch verändert wird.

Bei fast allen diesen Mitteln muß nach erfolgter Fixierung die angewendete Konservierungsflüssigkeit durch Auswässerung aus den Geweben wieder entfernt werden und hierauf eine Nachbehandlung mit Alkohol von allmählich steigender Konzentration vorgenommen werden. Diese sog. Härtung führt zur Entfernung des in den Geweben enthaltenen Wassers. Erst jetzt sind die fixierten Gewebe fähig, Farbstoffe anzunehmen; um ein dauerndes Haften der Farbstoffe am Gewebe zu bewirken, ist in manchen Fällen auch noch eine vorherige „Beizung" der Gewebe (mit Alaun, Eisen-, Kupfersalzen u. a. m.) notwendig.

Färbung.

B. Die Methode der Färbung fixierter Gewebe ist erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts ausgebildet worden, heute aber bereits derart spezialisiert, daß es auch auf diesem Gebiete zu einer zum Teile sehr weit gediehenen Arbeitsteilung gekommen ist, so daß es schon sogar eigene Lehrbücher über die speziellen histologischen Behandlungsmethoden, z. B. der Haut, des Nervensystems und anderer Organe mehr gibt.

Das Prinzip der histologischen Färbung basiert auf der Eigenschaft bestimmter Gewebselemente, gewisse Farbstoffe an sich zu ziehen und sich dadurch im mikroskopischen Bilde von anderen Gewebselementen, denen diese Eigenschaft fehlt, zu unterscheiden. Da diese Hervorhebung durch Färbung mit den jetzt üblichen Methoden in ausgezeichneter und vor allem auch in spezifischer Weise möglich ist, vermag man selbst die feinsten Strukturelemente der Gewebe durch die verschiedenen Färbungen in klarer Weise sichtbar zu machen.

Die Zahl der verwendeten Färbemittel und ihre verschiedenen Anwendungsarten sind ungemein groß; ihre Wahl erfolgt entsprechend der Art des zu färbenden Gewebes und des in ihm darzustellenden Sturkturelementes. Zu den wichtigsten dieser Stoffe gehören:

Das Karmin, das aus der Cochenille gewonnen wird und chemisch eine Mischung mehrerer Stoffe darstellt. Rein darstellbar ist hieraus die Karminsäure, die aber nicht verwendet wird. Man benützt vielmehr Cochenille — Alaun, Alaun-Karmin, alkoholisches Borax-Karmin, Para-, Pikro-Karmin und ähnliche Verbindungen.

Das Hämatoxylin, der Farbstoff des Blau- oder Campecheholzes, aus dem es in Kristallform gewonnen wird. Es wird gleichfalls in verschiedenen

Verbindungen (Alaunhämatoxylin, Eisenhämatoxylin u. a. m.) und zumeist nach vorheriger Beizung der Gewebe verwendet.

Die große Gruppe der Anilinfarbstoffe, die chemisch in zwei Abteilungen — saure und basische — zerfallen, und die sich auch durch ihre mikroskopischen Färbungseffekte voneinander unterscheiden. Aus der großen Zahl dieser Farbstoffe seien hier nur genannt: Safranin, Eosin, Fuchsin, Orange, Vesuvin, Methylgrün, Methylenblau, Methyl- und Gentianaviolett, Dahlia, Lichtgrün, Bleu de Lyon.

Eine besondere Art des Hervorhebens mikroskopischer Gebilde stellt die Metallimprägnation dar. Sie beruht darauf, daß einzelne Elemente mancher Gewebe die Eigenschaft besitzen, aus Lösungen von Metallsalzen mehr von der Lösung aufzunehmen als die übrigen Gewebsbestandteile, so daß durch eine später vorgenommene Reduktion des Metalles der Lösung einzelne Gewebsteile durch das in ihnen abgelagerte Metall oder infolge der durch dasselbe bewirkten Färbung schärfer als andere hervortreten. In Form von Salzlösungen werden als solche Metalle verwendet: Silber, Gold, Osmium, Quecksilber (als Sublimat), Eisen, Palladium, Molybdän.

Durch Kombination dieser Methoden lassen sich auch Doppel- und Mehrfachfärbungen erzielen, so daß an demselben Präparate die verschiedenen Gewebsteile durch verschiedene Färbung scharf hervortreten.

Manche von diesen Färbemitteln können zur sogenannten Stückfärbung benützt werden, d. h. sie vermögen ganze Organismen oder größere Gewebsstücke zu durchdringen und zu färben („durchfärben"). Die meisten anderen Farbstoffe dagegen wirken nur dann genügend, wenn sie auf kleinere oder dünne, bereits für die mikroskopische Beobachtung eigens vorbehandelte Objekte (Schnitte, „Schnittfärbung") angewendet werden.

Adaptierung der fixierten und gefärbten Objekte.

C. Die Adaptierung der fixierten und eventuell — bei der Stückfärbung — auch schon gefärbten Objekte kann darin bestehen, daß die einzelnen Teile der Gewebe mechanisch oder chemisch voneinander getrennt und so als kleinste Teilchen für die mikroskopische Betrachtung geeignet gemacht werden — Isolations-, Mazerationsmethoden; oder daß das betreffende Objekt in dünne Schnitte zerlegt wird — Schnittmethode.

Isolations- und Mazerationsmethoden.

Die Isolation wird durch Zerrung (mit Nadeln), Schütteln, Auspinseln, Zerdrücken ausgeführt; zur Mazeration benützt man Kalilauge, schwachen Alkohol, Salzsäure, Jodserum u. a. m. — Knochen müssen mit Hilfe von Säuren behandelt und durch diese ihrer Kalksalze beraubt, „entkalkt", weich gemacht werden. — Die isolierten Gewebsteile werden in Flüssigkeiten gebracht, deren Lichtbrechungsverhältnisse für die beabsichtigte Untersuchung günstig sind (Wasser, Glyzerin, verschiedene Öle u. a. m.), und in diesen mit dem Mikroskope betrachtet.

Schnittmethode.

Einen größeren Apparat erfordert die Schnittmethode. Zwar lassen sich dünne Schnitte in sehr einfacher Weise, mit einem gewöhnlichen scharfen Messer, herstellen. Kommt es aber darauf an, das Objekt in ganz bestimmter Richtung in eine lückenlose Reihe von Schnitten völlig gleicher Dicke zu zerlegen, so ge-

nügt diese Methode nicht und es sind besondere Schneideapparate, sog. Mikrotome, notwendig, die heute derart vervollkommnet sind, daß sie die Anfertigung kontinuierlicher Schnittreihen, sog. Schnittserien, von einer Schnittdicke bis zu Tausendsteln eines Millimeters ermöglichen. Die zu schneidenden Objekte müssen hierbei in bestimmter Weise eingeklemmt, d. h. von Substanzen einer gewissen Konsistenz (wie z. B. Hollundermark, gehärteter Leber) fest umgeben sein, um bequem und gleichmäßig in Schnitte zerlegt werden zu können; oder sie werden „eingebettet", d. h. man durchtränkt sie mit Substanzen, welche zunächst in flüssigem Zustande die Gewebe innigst durchdringen, um dann, zum Erstarren gebracht, mit ihnen eine einheitliche Masse von zum Schneiden geeigneter Konsistenz zu bilden. Solche Substanzen sind vor allem das Celloidin und das Paraffin. Das erstere wird durch Verflüchtigung seines Lösungsmittels (Äther), das letztere durch Abkühlung zum Erstarren gebracht. — Da diese Einbettungsmittel undurchsichtig sind, müssen sie, nachdem sie ihren Zweck erfüllt und die Zerlegung der Objekte in Schnitte ermöglicht haben, aus den Schnitten selbst wieder entfernt bzw. in ihnen belassen, aber aufgehellt werden. Dies geschieht durch Behandlung der Schnitte mit gewissen Chemikalien, wie Xylol, Kreosot, Karbol, Bergamottöl.

Art der Aufbewahrung.

Dauernd aufbewahrt werden dann die durchsichtig gemachten Schnitte zwischen zwei Glasplatten, einer größeren, dickeren, dem sog. Objektträger, und einer kleineren, sehr dünnen (etwa $^1/_{10}$ mm), aus verschiedenen besonderen Glasarten hergestellten Platte, dem sog. Deckgläschen. Der Raum zwischen diesen beiden Gläsern muß mit einem „Einschlußmittel" ausgefüllt werden, einem durchsichtigen Medium, in welchem die Objekte vollständig eingebettet erscheinen. Diese Medien müssen naturgemäß zur Zeit des Einschlusses der Schnitte zwischen den beiden Glasplatten flüssig sein. Später dagegen können sie — vorausgesetzt, daß sie dabei durchsichtig bleiben — erstarren. Wählt man zum Einschlusse Medien, die dauernd flüssig bleiben (wie Glyzerin, ätherische Öle, Zuckerlösungen u. a. m.), so muß man sie — falls man die Präparate ständig erhalten will — vor der Verdunstung schützen, z. B. durch einen Lackrahmen am Rande des Deckglases („Deckglaskitt"). Die Einschlußmittel der anderen Art müssen durch Lösen in entsprechenden Lösungsmitteln für den Gebrauch flüssig gemacht (essigsaures Kali, gewisse Harze, wie Kanadabalsam, Dammarharz u. a. m.) oder durch Erwärmen verflüssigt werden (Glyzeringelatine, Harze); nachher erstarren diese Mittel und vereinen so die beiden Glasplatten samt den zwischen ihnen befindlichen Schnitten zu einer festen, durchsichtigen und unveränderlichen Masse. Auf diese Weise kann man eine unbegrenzte Haltbarkeit der nunmehr für die mikroskopische Untersuchung tauglichen Präparate erzielen, vorausgesetzt, daß das verwendete Einschlußmittel auch konservierende Eigenschaften besitzt, also vor allem die Fäulnis der Präparate verhindert.

Bei der Wahl des Einschlußmittels spielt auch sein Lichtbrechungsvermögen eine große Rolle. Feinere Strukturen werden nämlich um so mehr verwischt, je stärker das Brechungsvermögen des Einschlußmittels ist. Das gilt besonders für ungefärbte Schnitte. Bei different gefärbten Präparaten kann

dagegen die Deutlichkeit des mikroskopischen Bildes mit dem Lichtbrechungsindex des Mediums zunehmen und in manchen Fällen (Diatomeenuntersuchung) lassen sich allerfeinste Strukturen erst dann sichtbar machen, wenn man ein Einschlußmittel wählt, dessen Lichtbrechungsvermögen größer ist als jenes der untersuchten Objekte. Auf diese Weise vermag man bei demselben Objekte durch die Untersuchung in verschiedenen Einschlußmitteln nacheinander Verschiedenes zur unmittelbaren Anschauung zu bringen.

Rekonstruktionsmethoden. Zeichenapparate.

Durch die Anwendung der Schnittmethode wird man in den Stand gesetzt, nicht bloß die Struktur der Gewebe, sondern auch die Form und Lagerung der ganzen Organe zu ermitteln: Kennt man nämlich die Richtung, in welcher das betreffende Gebilde geschnitten wurde und hat man sämtliche es treffende Schnitte in ihrer Reihenfolge aufbewahrt, so kann man sich bei Durchmusterung der Schnittserie leicht die gesamten Organisationsverhältnisse rekonstruieren, also das ganze zerlegte Objekt oder einen bestimmten Teil desselben körperlich vorstellen. Da diese Rekonstruktion, wenn sie ohne Hilfsmittel, nur im Geiste, vorgenommen wird, oft sehr schwierig ist, hat man eigene Rekonstruktionsmethoden ausgebildet, bei welchen die einzelnen Schnittbilder in beliebiger Vergrößerung entweder in bestimmter Weise übereinander gezeichnet und so zu einem Gesamtbild vereinigt werden: „graphische Rekonstruktion"; oder auf Platten aus verschiedenem Material (Wachs, Glas) gezeichnet, aus diesen ausgeschnitten, übereinandergelegt und zu einem Modell vereinigt werden: „Plattenmodelliermethode". Das Zeichnen der Schnitte muß mit eigenen Zeichenapparaten erfolgen, welche eine absolut genaue Wiedergabe des Schnittbildes ermöglichen. Auf diese Weise kann man auch die kompliziertesten, durch die bloße Betrachtung der einzelnen Schnitte unvorstellbaren Organisationsverhältnisse körperlich, in klarer Weise und in beliebig vergrößertem Maßstabe zur unmittelbaren Anschauung bringen. Diese Methode wird naturgemäß dort angewendet, wo es sich um komplizierte Verhältnisse und um Gebilde handelt, die so klein sind, daß sie eine direkte Präparation nicht gestatten. Sie ist daher von besonderer Bedeutung beim Studium früher Entwicklungsstadien, in welchen die Organismen zwar sehr klein und doch schon so kompliziert gebaut sind, daß einerseits ihre Präparation unmöglich ist, anderseits das einfache Studium der einzelnen Schnittbilder nicht genügt, um sich ihre Organisation klar vorstellen zu können. Gerade diese Entwicklungsstadien sind aber für die Biologie von größtem Interesse, weil ohne ihre genaue Kenntnis ein Verständnis der späteren Formverhältnisse unmöglich ist, weil sie ferner in den Hypothesen über die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Tierarten eine große Rolle spielen und weil sie endlich auch in jüngster Zeit zu Versuchen benützt werden, deren Zweck es ist, die Ursachen der Gestaltungsvorgänge zu erforschen.

Vergleichende Methodik.

3. Die vergleichenden Methoden. Die makro- und mikroskopischen Untersuchungsmethoden setzen uns in den Stand, Form und Aufbau des werdenden und des fertigen Organismus genau kennen zu lernen. So wertvoll das auf diese Weise gewonnene große Tatsachenmaterial auch ist, zu Schlüssen von allgemeiner Natur berechtigt es selten. Tiefere biologische Bedeutung

erhält es erst durch seine Zusammenfassung und durch seine Betrachtung von einem höheren, allgemeineren Standpunkt aus.

Dieses Ziel setzen sich die vergleichende Paläontologie, Anatomie und Entwicklungslehre. Indem sie die baulichen Verhältnisse der verschiedenen Lebewesen miteinander vergleichen, gewinnen sie einerseits ein besseres Verständnis derselben, weil die Organisationsverhältnisse der einen Art oft erst durch den Vergleich mit einer anderen klarer erkannt oder leichter ermittelt werden; anderseits führt dieser Vergleich durch Ermittlung des den verschiedenen Organen und Organismen Gemeinsamen und für sie Wesentlichen zu Verallgemeinerungen in dem Sinne, daß er uns Organisationstypen, allgemeine Baupläne kennen und darnach die Organismen und ihre Organe in wesensgleich gebaute Gruppen einteilen lehrt. Nach diesen Richtungen hin kann die vergleichende Methode interessante und sehr wichtige Ergebnisse liefern und vor allem: zu sicheren Schlüssen führen.

Verwertung derselben für phylogenetische Probleme

Anders dagegen steht es mit der nach einer anderen Richtung hin erfolgten Verwertung dieses Tatsachenmaterials. Die vergleichende Forschung wird nämlich auch bei jenen Bestrebungen verwertet, welche auf die Ermittlung der Abstammungs- und gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen hinzielen. Eine mächtige Anregung zu diesen Bestrebungen erfolgte durch Darwins Deszendenztheorie. Nach ihr sind bekanntlich alle Organismen, als Produkte einer gemeinsamen Entwicklung, miteinander verwandt und auseinander hervorgegangen. Man glaubte nun die Art und den Grad dieser Verwandtschaft u. a. auch aus den formalen Organisationsverhältnissen der Lebewesen erschließen zu können, von der Annahme ausgehend, daß der Verwandtschaftsgrad zweier Organismen auch in der Art ihrer formalen Organisation und Entwicklung seinen klaren Ausdruck findet. In Konsequenz dieser Anschauung wird also ein und dasselbe Organ bei verschiedenen Arten untersucht und durch den Vergleich festzustellen gesucht, bei welcher von diesen Arten das Organ „einfach", „primitiv", bei welcher es mehr „differenziert", komplizierter gebaut, „sekundär verändert" ist. Jene Art, welcher das einfacher gebaute Organ zugehört, wird dann als die ältere erklärt, während die mit dem differenzierteren Organe ausgestattete als die jüngere, aus der älteren entstandene oder mit ihr aus einer gemeinsamen Stammform hervorgegangene bezeichnet wird. Dieser Schluß wird auch dann gezogen, wenn ein Vergleich der formalen Verhältnisse bei der Entwicklung dieser Organismen ergibt, daß diese bei der Entwicklung der einen Art einfacher sind als bei jener der anderen. Speziell das vergleichende Studium dieser Entwicklungsvorgänge hat die interessante Tatsache ergeben, daß im allgemeinen jene Organismen, welche man auf Grund der vergleichend-anatomischen Untersuchung als „höhere", also im Laufe der Entstehung der Organismen überhaupt („stammesgeschichtlich") später entstandene auffaßt, bei ihrer individuellen Entwicklung Formstadien durchlaufen, welche zwar ihrem fertigen (erwachsenen) Zustande fremd, für die im System unter ihnen stehenden, „niederen" Organismen aber zeitlebens charakteristisch sind. Um nur ein Beispiel zu erwähnen sei darauf verwiesen, daß zwar nicht der

erwachsene Mensch, wohl aber der menschliche Embryo Organe — Kiemenbogen — besitzt, die sowohl den embryonalen, als auch den erwachsenen Fisch charakterisieren. Die individuelle Entwicklung ist, wie man dies ausdrückt, eine, allerdings abgekürzte, Wiederholung der Stammesgeschichte des betreffenden Organismus. — Auf Grund dieser Tatsache spricht man der vergleichenden Entwicklungslehre eine hervorragende, oft eine entscheidende Rolle bei der Ermittelung der Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen zu.

Gegen die Verwertung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungslehre in diesem Sinne lassen sich jedoch gewichtige Einwände erheben.

Es gibt vor allem keinen sicheren, objektiven Maßstab, um in jedem Falle unzweideutig feststellen zu können, was als einfacher und was als komplizierter gebaut zu bezeichnen ist. Diese Feststellung hängt vielmehr stets von der Subjektivität des Forschers ab und fällt daher bei verschiedenen Untersuchern sehr verschieden aus. Es fehlt demnach dem komparativ-anatomischen Schlusse das Wichtigste: eine sichere Basis.

Dazu kommt aber auch noch der Umstand, daß größere Kompliziertheit in der Organisation an sich noch keinen sicheren Beweis für eine stammesgeschichtlich spätere Entstehung aus einer einfacheren Organisation darstellt. Ebensowenig gestatten Ähnlichkeiten des Entwicklungsverlaufes in jedem Falle eindeutige Schlüsse. Dieselbe Organisationsart kann vielmehr auf verschiedene Weise entstanden sein und anderseits kann ursprüngliche Ähnlichkeit der Entwicklung später zu sehr verschiedenen Resultaten führen. — Wird demnach die Hypothese der Deszendenz durch diese Art des Vergleiches des fertigen und des werdenden Organismus zu stützen versucht, so ist zu bedenken, daß die aus solchen Vergleichen gezogenen Schlüsse selbst wieder nur ganz hypothetischer Natur sein können.

Dies, sowie vor allem auch der schon erwähnte Umstand, daß eine sichere Unterscheidung des Einfacheren vom Komplizierteren nicht in jedem Falle möglich ist, läßt eine Verwertung dieser Methodik höchstens dann zu, wenn es sich um Schlüsse ganz allgemeiner Art handelt. Will man aber — wie dies zumeist geschieht — auf diesem Wege auch speziellere Verwandtschaftsverhältnisse feststellen, so muß Hypothese auf Hypothese gehäuft und der Subjektivität eine entscheidende Rolle überlassen werden. Die Folge hiervon ist denn auch die, daß auf keinem Forschungsgebiete eine derartige Verschiedenheit der Anschauungen über die gleichen Probleme herrscht wie auf dem der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte. (Vgl. den Artikel Spemann.)

Vermag demnach auch die vergleichende Forschung zwar eine große Anzahl an sich sehr wertvoller Tatsachen zutage zu fördern und uns wichtige allgemeinere Anschauungen über die Organisationsverhältnisse der Lebewesen zu vermitteln, so wird sie dennoch niemals imstande sein, jenes Problem, welches die biologische Forschung der letzten Dezennien in außerordentlichem Grade beschäftigt hat, das Deszendenzproblem nämlich, einwandfrei auch im speziellen zu lösen oder zu dieser Lösung *sichere* Vorbedingungen in genügendem Maße zu liefern.

Das Problem, um das es sich hier handelt, ist seinem Wesen nach ein historisches. Und so wird man an seine Lösung auch mit Mitteln herangehen müssen, welche denen der historischen Forschung entsprechen: Da aus einem Vergleiche der heute lebenden Organismen kein absolut sicherer Schluß über ihre Abstammungsverhältnisse gezogen werden kann, muß versucht werden, die allmähliche Ausbildung der Lebewesen im Verlaufe der Erdgeschichte zu ermitteln. Einzig und allein die Paläontologie wäre imstande uns sichere Auskunft über die allmähliche Aufeinanderfolge, Umbildung und Abstammung der Arten zu liefern; vorausgesetzt, daß sie nach ihrer historischen Seite hin wohl fundiert wäre, d. h. also, wenn ihr die Geologie in jedem Falle sichere Angaben über die zeitliche Aufeinanderfolge der als Fundstätten von Fossilien jeweils in Betracht kommenden Erdschichten liefern könnte. Dies ist aber nicht durchwegs der Fall und es sind daher auch die Ergebnisse der Paläontologie nach dieser Richtung hin zumeist nur hypothetische, außerdem aber auch so unvollständige, daß sie speziellere Ableitungen nicht gestatten.

Da also die Klarstellung der Abstammungsverhältnisse nur unter Voraussetzung eines sicheren historischen Fundamentes möglich ist, dieses Fundament aber fehlt, müssen alle nach dieser Richtung hinzielenden Bestrebungen als ihrer Natur nach mehr oder minder hypothetische bezeichnet werden. Sollte uns die Zukunft jenes Fundament nicht beschaffen können, so bleibt nur die Hoffnung, daß vielleicht die experimentelle Methode uns in den Stand setzen wird, Umbildungen von Organismen künstlich vornehmen zu können. Dadurch gewönnen wir einen tieferen Einblick in die Kräfte und auf die Wege der natürlichen Umbildung der Organismen und könnten daraus Schlüsse — allerdings auch nur hypothetischer Natur — über ihre wahrscheinlichen Abstammungsverhältnisse ableiten.

So interessant übrigens auch die sichere Ermittelung der gegenseitigen Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse der Organismen wäre, so kann dieses Ziel dennoch nicht, wie von mancher Seite behauptet wurde, als das Hauptproblem der Naturforschung bezeichnet werden. Für sie kann vielmehr ein seinem Wesen nach rein historisches Problem — so interessant es auch an sich ist und so wertvolle Schlüsse es auch außerhalb seiner historischen Seite erlauben würde — nicht als erstes in Betracht kommen: Es ist nicht der Hauptzweck der Naturforschung, die Ahnengalerien der einzelnen Organismen zu ermitteln; denn, kennten wir diese auch ganz genau, in naturwissenschaftlichem Sinne blieben uns die Organismen auch dann noch völlig unerkannt. Wohl soll die Naturforschung auch das Deszendenzproblem zu lösen versuchen, ihre vornehmste Aufgabe aber ist es, jene Kräfte zu ermitteln, welche das „Leben" bedingen und beherrschen, d. h. also, sie muß trachten, das Leben so weit als möglich in physikalischem und chemischem Sinne zu erfassen. —

Ermittelung der physikalischen und chemischen Eigenschaften.

Vollkommen beschrieben ist ein Organismus erst dann, wenn nicht nur seine gestaltlichen Verhältnisse, sondern auch seine physikalischen und chemischen Eigenschaften bekannt sind. Es müssen demnach auch der Aggregatzustand, die Festigkeit, die Elastizität, die optischen Verhältnisse der Gewebe

u. a. m. mit den Mitteln der Physik bestimmt und ferner ihre chemische Zusammensetzung ermittelt werden. Dies ist, entsprechend den in der Physik und Chemie verwendeten Methoden, oft nur möglich, wenn Versuche angestellt werden, wenn also die experimentelle Methodik benützt wird.

II. Die experimentellen Forschungsrichtungen und Methoden.

Die experimentellen Forschungsrichtungen und Methoden.

Erwägt man, welche Resultate man mit Hilfe der bisher erörterten Methodik zu gewinnen vermag, so muß man zu dem Schlusse gelangen, daß durch sie allein die Ziele der biologischen Forschung nicht erreicht werden können.

Einmal genügt schon das Technische dieser Methodik nicht, um alle uns am Organismus interessierenden rein formalen Tatsachen oder die Orte, an welchen Kräfte wirken, ermitteln zu können. Das gilt also vor allem für die am lebenden Organismus sich abspielenden Vorgänge. Wollen wir z. B. die Bewegungen und Formänderungen des Herzens genau kennen lernen, so ist dies durch die bisher erwähnten Methoden nicht möglich; dies kann nur durch die mit besonderen Mitteln ermöglichte Beobachtung im lebenden Organismus oder an dem aus dem Organismus entnommenen und in bestimmter Weise behandelten Herzen erfolgen. Hier genügt also nicht die einfache präparatorische Methodik am toten Objekt, sondern es ist ein „Versuch", ein „Experiment" notwendig, mit einer ganz bestimmten, oft sehr komplizierten „Versuchsanordnung".

Ganz besonders notwendig aber erscheint die Versuchsmethode nach einer anderen Richtung hin. Wie die einfache Beschreibung der formalen Beschaffenheit einer Maschine, sei sie auch noch so ausführlich, uns — ohne vorherige auf experimentellem Wege gewonnene physikalische Vorkenntnisse — keinen Aufschluß über die physikalischen Kräfte zu geben vermag, welche die Arbeit dieser Maschine bedingen, so kann uns auch die sorgfältigste Beschreibung der baulichen Verhältnisse eines Organismus an sich noch keine Vorstellung über die Kräfte und Ursachen vermitteln, welche die Lebensäußerungen dieses Organismus bewirken. Zwar läßt sich durch die einfache Beobachtung und Beschreibung manches ermitteln, was Vermutungen über die jeweils wirksamen Kräfte gestattet — aber eben nur Vermutungen über die in Betracht kommenden Möglichkeiten. Sichere Schlüsse über solche Wirkungsweisen — der Art, dem Orte, der Zeit und dem Grade nach — lassen sich naturgemäß nur durch eine Methodik gewinnen, welche diese Wirkungsweisen zu beeinflussen und dadurch näher kennen zu lernen gestattet. Dies aber kann nur die Methode des Versuches sein.

Versuche werden, wie oben schon erwähnt worden ist, auch an Objekten ausgeführt, die vorher getöteten Organismen entstammen. So kann man z. B. an herausgeschnittenen Nerven oder Muskeln durch den Versuch vieles über ihre normalen Lebensäußerungen ermitteln oder am isolierten Herzen die Art seiner Tätigkeit unmittelbar studieren. Häufiger angewendet wird und zu reicheren Ergebnissen führt jedoch der direkt am Lebenden angestellte Versuch, die Vivisektion. Ihre Verwendung umfaßt alle Zweige der Biologie und wir verdanken ihr nicht nur die wichtigsten Aufschlüsse über die normalen und abnormen Lebensvorgänge, sondern vielfach auch die Möglichkeit, Hilfsmittel gegen krank-

Die Vivisektion.

hafte Prozesse ermitteln zu können. Ohne diese Versuchsart ist biologische Forschung undenkbar, ohne sie stünden wir auch heute noch im Banne mittelalterlicher Anschauungen und wären schutzlos dem Wüten völkertötender Seuchen preisgegeben. Nachdrücklich mag dies jenen gegenüber ins Treffen geführt werden, die das biologische Experiment bekämpfen und es aus den Laboratorien beseitigt wissen wollen. Diesen Kampf gegen die Vivisektion schüren teils jene fortschrittsfeindlichen Mächte, welche sehr wohl wissen, daß sie mit dem vivisektorischen Versuche das mächtigste Mittel, um in die Geheimnisse des Lebens einzudringen, beseitigen; teils ist es ein vollkommen falsches Humanitätsgefühl, das diesen Kampf veranlaßt. Nicht nur kommt angesichts der großen praktischen Bedeutung der Vivisektion für das Wohl der ganzen Menschheit das Leben einer verschwindend kleinen Zahl von Tieren nicht in Betracht; auch für diese Tiere selbst bedeutet die Vivisektion so gut wie niemals eine Qual. Denn die Vivisektion wird — schon mit Rücksicht auf die Kosten und Umstände, die sie verursacht — nur dann angestellt, wenn es unbedingt notwendig ist. Und ferner wird schon aus dem Grunde, um ohne Störung arbeiten zu können, das betreffende Tier durch narkotische Mittel bewußtlos, also gegen Schmerz unempfindlich gemacht. Übrigens ist, wie leicht bewiesen werden kann und wie aus der erstaunlich raschen Wiederkehr zur Norm unmittelbar nach dem Versuche hervorgeht, die Schmerzempfindlichkeit der in Betracht kommenden Tiere weit geringer, als es der Laie sich vorstellt, und die Widerstandsfähigkeit dieser Tiere gegenüber derartigen Eingriffen ist eine weit größere als die des Menschen.

Von den Gegnern der Vivisektion ist u. a. auch behauptet worden, daß die Ergebnisse des Versuches am Tiere keinen Schluß auf den Menschen erlauben. Abgesehen davon, daß der Tierversuch, selbst wenn ihm keine Bedeutung für den Menschen selbst zukäme, für die Ermittelung allgemein-biologischer Verhältnisse unbedingt notwendig ist, entbehrt diese Behauptung auch jeglicher Stütze: Eine unabsehbare Reihe von Tatsachen hat uns gelehrt, daß gleichartige Erscheinungen in der Natur stets auf gleichen Ursachen beruhen, und im speziellen, daß gleichartige Formelemente auch gleichartige Funktion besitzen. Bei der hochgradigen Ähnlichkeit der Organisation von „Tier" und „Mensch" muß demnach schon auf Grund dieser allgemein gültigen Sätze auf Übereinstimmung der Ursachen, wenigstens ihrem Wesen nach, geschlossen und angenommen werden, daß z. B. eine Muskel- oder eine Nervenfaser oder irgendeine Gewebszelle eines Tieres im wesentlichen dieselben Fähigkeiten besitzt wie die gleichartigen Gebilde des menschlichen Körpers. In der Tat hat sich auch in allen jenen Fällen, bei welchen es möglich war, die Ergebnisse des Tierversuchs am Menschen selbst zu überprüfen, die erwartete Übereinstimmung konstatieren lassen, und so muß der Versuch am Tiere, sei es am lebenden oder am eben getöteten, oder an tierischen Organen, als eines der wichtigsten Hilfsmittel zur Erkenntnis der Lebensvorgänge auch des Menschen bezeichnet werden.

Die experimentellen Forschungsrichtungen sind folgende:

Physiologie.

1. Physiologie (vgl. den Band „Physiologie und Ökologie" der K. d. G.). Von den auf der experimentellen Methode basierenden Forschungsrichtungen

hat jene zuerst eine selbständige Stellung errungen, welche die Funktionen der Organe ermitteln will. Dies war und ist noch heute, im Gegensatze zu der die formalen Organverhältnisse studierenden Anatomie, das offizielle Programm der Physiologie, deren Name freilich auf ein weit umfassenderes Ziel hinweist. Wie zumeist, so waren es auch in diesem Falle praktische Bedürfnisse, welche die Pflege und die bald darauf folgende Selbständigkeit dieser Forschungsrichtung bewirkten: Die Medizin forderte ein intensives Studium der Organfunktionen, deren Kenntnis ja eine der Grundlagen dieser praktisch wichtigen Wissenschaft bildet. Interesse für diese Lebensvorgänge hat naturgemäß seit jeher bestanden, also schon in Zeiten, in welchen man physiologische Untersuchungsmethoden noch nicht kannte; und wenn die Deutung, die man gewissen Angaben alter Schriftsteller gibt, richtig ist, hat man in der antiken Zeit dieses Interesse in schauerlicher Weise dadurch zu befriedigen gesucht, daß man an zum Tode verurteilten Verbrechern Einblick in das innere Getriebe des lebenden menschlichen Körpers gewinnen wollte. Doch waren in jener Zeit sowie in den folgenden Jahrhunderten wohlfundierte physiologische Kenntnisse kaum vorhanden. Erst im 17. Jahrhundert kam es zu zielbewußten Versuchen physiologischer Forschungsart; die rege Förderung der Physiologie, vor allem die Ausbildung ihrer Methodik beginnt jedoch erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts. Erst damals lernte man es, den Tierversuch in systematischer Weise zur Erforschung der Organtätigkeit zu verwerten und seine Ergebnisse mit den Beobachtungen am normalen und kranken Menschen zu vergleichen und so zu verallgemeinern. Sehr bald begann auch die Botaniker diese Art der biologischen Forschung zu interessieren und es erstand neben der Physiologie der Tiere auch eine Physiologie der Pflanzen, deren Pflege heute gleichfalls eigene Institute gewidmet sind.

Entsprechend der großen Verschiedenheit der Funktionen des Organismus, namentlich des tierischen, sind auch die Arbeitsmethoden des Physiologen sehr verschiedenartige und die physiologischen Institute erfordern die reichste Ausstattung an Apparaten der mannigfachsten Art. Infolgedessen ist es auch hier vielfach schon zur Spezialisierung und Arbeitsteilung gekommen. Immerhin lassen sich heute noch zwei Hauptrichtungen physiologischer Arbeitsweise unterscheiden: eine physikalische und eine chemische.

Ihrem Namen entsprechend versucht die ersterwähnte Forschungsart das Physikalische der Organfunktionen zu ermitteln und dessen Gesetze zu erforschen. Demgemäß verbindet sie auch die speziell biologische mit allen Arbeitsmethoden der Physik und ihr kommt der komplizierte Versuchsapparat der Physiologie vorwiegend zu. Sie macht sich Theorie und Technik der Elektrizitätslehre zunutze, um die Physiologie des Nerven, des Muskels zu bearbeiten, und verwertet diese Lehre vielfach auch beim Studium anderer Bestandteile des Organismus; die Ergebnisse der Wärmelehre sind ihre Stütze bei ihren Untersuchungen über die Temperaturverhältnisse und die Stoffwechselprozesse im Körper; sie zieht die Optik und Akustik zu Hilfe, um die Physiologie der Sinnesorgane zu erforschen; die Ermittelung der Vorgänge am Herzen, an den Blut-

gefäßen, am Darme veranlaßt sie, komplizierte Apparate der Präzisionsmechanik zu konstruieren, und vielfach lehnt sie sich an die Mathematik an. Auch des Mikroskopes und der mikroskopischen Technik kann sie nicht ganz entbehren. Das Studium des Nervensystems, der Sinnesorgane und der psychischen Vorgänge veranlaßt sie endlich auch, das Gebiet der Philosophie zu betreten.

Insoweit dieser umständliche Apparat zur Erforschung der Organfunktionen herangezogen wird, kann diese ganze Richtung als spezielle Physiologie bezeichnet werden.

Er gestaltet sich etwas einfacher, wenn es sich darum handelt, Fragen von allgemeiner Natur zu prüfen, wie es die allgemeine Physiologie tut, wenn sie z. B. die Reizbarkeit, die Kontraktilität, die Bewegungserscheinungen der lebenden Materie studiert. Von der speziellen Physiologie unterscheidet sich diese Forschungsrichtung nicht bloß durch ihre Ziele, sondern auch durch die Art ihrer Untersuchungsobjekte. Da sie die der lebenden Materie im allgemeinen zukommenden Eigenschaften zu ermitteln sucht, wählt sie als Untersuchungsobjekte vorwiegend nur solche Organismen, bei welchen die einzelnen, bei den „höher" organisierten Lebewesen nur bestimmten Teilen ihres Körpers zukommenden Fähigkeiten nicht auf besondere Organe verteilt, sondern gewissermaßen noch Allgemeingut der sehr einfach gestalteten Körpermasse dieser Lebewesen sind. Solche Objekte sind die einfachsten, nur durch eine einzige Zelle repräsentierten Lebewesen (Infusionstierchen, niedere Organismen). Die an ihnen ermittelten Tatsachen über die allgemeinen Lebenserscheinungen können dann an den speziellen Organen der „höheren" Organismen nachgeprüft werden.

Wird durch diese Bestrebungen in der Physiologie der Kreis, der die Untersuchungsobjekte umfaßt, ein immer größerer, so sucht ihn die vergleichende Physiologie zielbewußt auf alle Lebewesen auszudehnen. Sie erblickt ihre Aufgabe darin, die Physiologie sämtlicher Arten der Lebewesen zu erforschen, um dann das Gemeinsame und Unterscheidende in der Funktion ihrer gleichartigen Organe festzustellen und auf diesem Wege zu einem tieferen Einblick in die physiologischen Organisationstypen und in die allgemeinen Prinzipien der Organfunktionen zu gelangen. —

Mit dem Chemismus der Lebensvorgänge befaßt sich die physiologische Chemie. Ihre Absonderung von der allgemeinen Chemie erfolgte nicht allein infolge ihrer Beschränkung auf ein spezielles Arbeitsgebiet, sondern auch aus dem Grunde, weil sie sich ihre eigene Technik ausbilden mußte. Denn abgesehen von den in der Chemie gebräuchlichen Methoden, die übrigens oft spezieller Modifikation für physiologische Zwecke bedürfen, muß die physiologische Chemie vielfach auch das biologische Experiment für ihre Zwecke heranziehen. Sie hat sich zunächst in Anlehnung an die Medizin, also infolge praktischer Bedürfnisse des Menschen, entwickelt, für welchen Spezialzweig auch die Bezeichnung „medizinische" Chemie gebräuchlich ist. Ähnlich wie in der physikalischen Richtung der Physiologie vollzieht sich auch in der physiologischen Chemie eine weitere Teilung in eine allgemeine und eine vergleichende Forschungsart. Die besonderen Organisationsverhältnisse der Tiere und Pflanzen bringen

es mit sich, daß die allgemeine Richtung vorwiegend auf botanischem Gebiete mit Erfolg gepflegt wird, während die vergleichende Richtung auch und besonders auf zoologischem Gebiete bereits reiche Früchte getragen hat.

Pathologie.

2. Pathologie. Die bisher erörterten Forschungsrichtungen befassen sich in erster Linie mit den normalen Lebensvorgängen. Sie finden nun eine wesentliche Stütze in der Pathologie, d. h. jenem Forschungszweige, welcher sich speziell mit der Untersuchung krankhafter Veränderungen des Organismus beschäftigt. Gerade das Studium dieser Veränderungen wirft oft ein helles Licht auf die Vorgänge und Kräfte, welche die normalen Lebensprozesse kennzeichnen und beherrschen. Die Geschichte der Pathologie liefert einen deutlichen Beleg dafür, daß die praktischen Bedürfnisse des Menschen die Ausbildung eines Wissenszweiges sehr wesentlich beeinflussen: Die Pathologie des menschlichen Körpers ist zuerst gründlicher studiert und am besten ausgebildet worden; ihr schloß sich später jene der Tiere an und erst in neuerer Zeit beginnt sich auch eine Pflanzenpathologie zu entwickeln, die wiederum zunächst die für den Menschen wichtigen Krankheiten der Pflanzen in den Kreis ihrer Untersuchungen heranzieht.

Soweit die Pathologie sich der beschreibenden Methode bedient, ist sie pathologische Anatomie. Da sie aber auch die Physiologie der krankhaften Lebenserscheinungen erforschen, also eine pathologische Physiologie sein will, bedarf sie der experimentellen Methode. Man nennt die Forschungsart daher auch geradezu: experimentelle Pathologie. Beim Menschen ist die experimentelle Methode zumeist nicht anwendbar. Aber hier liefert uns die Natur selbst in den Krankheiten des Menschen Experimente, die oft minutiöser und präziser sind, als wir selbst sie jemals ausführen könnten. Indem wir diese Experimente der Natur am Tiere willkürlich nachahmen oder indem wir Ergebnisse des Tierversuches mit den Verhältnissen bei jenen Experimenten der Natur am Menschen vergleichen, erhalten wir bedeutungsvolle Aufschlüsse über die Kräfte, welche das krankhafte Leben beherrschen, und diese Aufschlüsse sind oft für die normalen Lebenserscheinungen und für die Biologie im allgemeinen von größtem Interesse. Es braucht hier nur darauf verwiesen zu werden, daß die Bestrebungen der Pathologen es waren, die uns ein ganz neues Reich von Organismen — die Bakterien — näher kennen lehrten. Die Erforschung der Biologie dieser scheinbar so einfach organisierten, jedoch so vielseitig und folgenschwer wirkenden Lebewesen hat dann nicht allein zu Ergebnissen geführt, welche speziell für den Menschen von außerordentlicher Bedeutung wurden, sondern sie hat auch Resultate von allgemein-biologischer Bedeutung gezeitigt (vgl. den Artikel Hartmann).

Die Methodik, deren sich die Bakteriologie bedienen muß, ist eine für sie eigens geschaffene. Es kommt bei ihr nicht bloß darauf an, eines dieser Lebewesen als im gegebenen Falle vorhanden durch die Beobachtung nachzuweisen. Das betreffende Lebewesen muß vielmehr außerdem noch isoliert und auf entsprechendem „Nährboden" rein gezüchtet werden, damit man sodann seine morphologischen und physiologischen Eigenschaften näher studieren kann. Endlich

muß dieser rein gezüchtete Organismus in ein gesundes Lebewesen gebracht, „überimpft" werden, um konstatieren zu können, welche, und besonders ob er die erwarteten Veränderungen an diesem Wesen hervorzurufen vermag. Die bakteriologische Methodik bedarf also der mikroskopischen Technik zum Nachweise der Bakterien; besonderer Methoden, um diese Organismen rein zu kultivieren; endlich des Experimentes, um die Wirkungsweise der Bakterien am lebenden Organismus sicher zu ermitteln.

Die merkwürdigen, biologisch außerordentlich interessanten Veränderungen, welche diese Organismen im Blute und in den Gewebssäften hervorrufen, haben einen besonderen Wissenszweig, die Serumforschung, mit einer besonderen Methodik ins Leben gerufen: Die Veränderungen, welche das Blutserum oder andere Körperflüssigkeiten erfahren, werden durch chemische Mittel und biologisch durch die Art und Weise, wie ein mit diesen Flüssigkeiten behandeltes (injiziertes) Lebewesen auf sie reagiert, geprüft. Die serologische Methodik ist also eine vorwiegend experimentelle. Injektion und Überimpfung spielen bei ihr die Hauptrolle. Die Serumwirkung selbst wird hauptsächlich an tierischen, doch auch an pflanzlichen Objekten geprüft.

Da wir die experimentelle Pathologie auch als die Physiologie des kranken Organismus auffassen können, lassen sich bei ihr die gleichen Forschungsrichtungen wie in der Physiologie unterscheiden: eine spezielle, eine allgemeine, eine vergleichende und eine chemische Richtung. Weiteres hierüber findet der Leser in den medizinischen Bänden der K. d. G.

Entwicklungsmechanik.

3. Entwicklungsmechanik. Durch die Methoden der Physiologie und Pathologie werden die Lebenserscheinungen des fertigen, erwachsenen oder wenigstens des bereits selbständig existenzfähigen, wenn auch noch nicht herangereiften Organismus näher erforscht. Bei diesem Arbeitsziel bleibt ein für die Biologie außerordentlich wichtiges Problem außer Betracht: das der Entstehungsursachen der stets ganz bestimmten Gestalt, in welcher jedes Lebewesen auftritt.

Es ist das Verdienst W. Roux', vor etwa drei Dezennien auf dieses Problem hingewiesen und das Programm und die Arbeitsmethoden für eine neue Forschungsrichtung, deren Ziel die Lösung eben dieses Problems darstellt, entwickelt zu haben.

Zu ermitteln, wie, d. h. unter welchen sichtbaren Vorgängen die Form eines Organismus allmählich entsteht, ist das Ziel der „beschreibenden" Entwicklungslehre. Ihre Methodik setzt sie nur in den Stand, alle diejenigen Formveränderungen kennen zu lernen, welche der Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle bis zu seinem fertigen Zustande durchläuft.

So wichtig die Lösung dieser Aufgabe auch ist, sie allein vermag den Naturforscher nicht zu befriedigen. Denn hätten wir auch mit Hilfe der beschreibenden Entwicklungslehre sämtliche Formveränderungen des entstehenden Organismus mit photographischer Genauigkeit ermittelt, also alles festgestellt, was mit dieser Methode überhaupt festgestellt werden kann, so bliebe uns dennoch völlig unbekannt, warum, durch welche Kräfte diese Formveränderungen

stattfinden, warum also der Organismus seine bestimmte Gestalt erlangt. Dies aber hat der Naturforscher ganz besonders zu ergründen.

Das Problem der Entstehungsursachen der lebendigen Formen wird also vor allem durch eine entsprechende Untersuchung ihrer Entwicklungsstadien zu erforschen sein: Es ist festzustellen, welche Faktoren im befruchteten Ei vorhanden sind, und wie sie es vermögen, die Entwicklung des Individuums einzuleiten; welche Kraftkombinationen die weitere Entwicklung bewirken und so aus einem anscheinend bloß einfach geformten Gebilde — dem Ei — einen hoch komplizierten und typisch gebauten Organismus zustande bringen; und endlich, warum dieser Organismus sich trotz stetigen Wechsels des Stoffes lange Zeit in relativ unveränderter Form zu erhalten vermag. Erst wenn wir auch diese Fragen richtig beantwortet hätten, also wüßten, „welchen Kräften und welchen Wirkungsweisen dieser Kräfte jedes Stadium der Entwicklung des Individuums und schließlich jedes einzelne Organ in Gestalt, Struktur, Qualität, Lage und Verbindung seine Entstehung und weiterhin seine Erhaltung verdankt, dann würden wir am Ziele unserer bezüglichen Erkenntnis sein und sagen können: Die ‚Morphologie' in unserem Sinne ist fertig, die vollkommene Kenntnis und Erkenntnis der normalen Formbildungen der Organismen ist erreicht." Der auf dieses Programm sich gründenden neuen Disziplin gab Roux den Namen „Entwicklungsmechanik", da ihr Ziel die „mechanistische" Erklärung der Entwicklung bildet, wobei das Wort Mechanik im allgemeinsten, philosophischen Sinne Kants als der Lehre vom „mechanistischen", d. h. der Kausalität unterstehenden Geschehen aufgefaßt wird. Im Gegensatze zur beschreibenden Morphologie kann man diese Forschungsrichtung auch als „kausale" Morphologie und im Hinblick auf ihre wichtigste Methode als „experimentelle" Morphologie bezeichnen. Der letztere Name ist aber deshalb weniger empfehlenswert, weil auch Experimente an Eiern, Embryonen u. a. angestellt werden, ohne daß sie auch schon eine exakte kausale Erkenntnis gestatten oder zum Ziele haben.

Als exakte Wissenschaft kann die Entwicklungsmechanik nur eine angewandte sein, nämlich Anwendung der Mutterwissenschaften Physik, Chemie und Mathematik auf die Gestaltungsvorgänge des Lebens.

Entsprechend ihrem Ziele kann sich die Entwicklungsmechanik nur einer Methode bedienen, die ein Forschen nach Ursachen ermöglicht, und dies vermag nur die experimentelle Methode. Im Gegensatze zu den Versuchen, welche manchmal notwendig sind, um formale Verhältnisse festzustellen (formal-analytische Versuche), handelt es sich hierbei um Versuche ganz anderer Art, um kausal-analytische Versuche. Durch willkürliche Beeinflussung der Lebensvorgänge nach ganz bestimmter Richtung sucht man den Einfluß bestimmter Kräfte zu ermitteln und ihre Wirkungsweise festzustellen. So läßt man physikalische oder chemische Mittel auf den sich entwickelnden Keim einwirken und vermag dann aus den resultierenden Abänderungen des normalen Entwicklungsverlaufes Schlüsse auf die treibenden Kräfte der Entwicklung, der Formgestaltung, zu ziehen und ähnliches mehr.

Da sich jedoch die Entwicklungsmechanik nicht auf die Ermittlung der ursächlichen Faktoren der embryonalen Formgestaltung allein beschränkt, vielmehr die Entstehungsursachen der lebendigen Formen überhaupt als ihr Forschungsziel betrachtet, so verwertet sie nicht bloß am Keime, sondern auch am Erwachsenen angestellte Versuche, sofern sie kausal-analytische sind. Sie sucht zunächst die Faktoren der Zeit, des Ortes und eventuell der Größe des einzelnen Lebensgeschehens zu ermitteln, um dann die Ursachen der Qualität des Vorganges zu eruieren. Es sind ferner jene Umstände zu ermitteln, welche die Wirkung der bekannten Ursachen ermöglichen, und es ist streng zu unterscheiden zwischen den „Gesetzen" des „beständigen" oder ausnahmslosen Wirkens bestimmter Bedingungsgruppen und den „Regeln" des Vorkommens dieser Bedingungen. Endlich sind die vererbten, typischen, unbedingt notwendigen und die atypischen, äußeren, zur Formbildung nicht unbedingt nötigen Ursachengruppen zu bestimmen.

Die speziellen Methoden, deren sich diese Forschungsart bedient, sind sehr mannigfache. Sie sucht nach physikalischen und chemischen Analogien zu den formalen Lebensvorgängen; beeinflußt die letzteren durch die verschiedensten Mittel, wie Wärme und Kälte, Radium, Licht, Zentrifugieren, chemische Mittel u. a. m.; beobachtet die Folgen der Abtötung oder Entfernung oder Alteration eines bestimmten Teiles des Organismus; untersucht die Erscheinungen an isolierten Abschnitten der Lebewesen; studiert das Verhalten der Gewebe außerhalb des Organismus in verschiedenen Nährflüssigkeiten (Explantation); beobachtet die Neubildung von Geweben nach Entfernung von Körperteilen (Regeneration) oder die Art der Verwachsung von Geweben zweier verschiedener Organe oder Organismen (Transplantation, Parabiose) und ähnliches mehr (vgl. die Artikel Laqueur und Przibram).

Die Tatsachen, welche durch das Experiment ermittelt werden, genügen an sich vielfach noch nicht, um zu klaren Schlüssen zu gelangen. Sie sowohl, wie auch die jeweils in Betracht kommenden Lebensvorgänge selbst müssen vielmehr noch einer gedanklichen Prüfung unterzogen werden, welche alle in dem betreffenden Falle denkbaren ursächlichen Faktoren sorgfältig gegeneinander abwägt und dann durch weitere Experimente näher bestimmt. Außer dem ersten bestimmt gerichteten Experimente bedarf demnach die entwicklungsmechanische Forschung auch der kausal-analytischen Betrachtung der Lebensvorgänge.

Soweit die bisher erwähnten Probleme in Betracht kommen, könnte man die Entwicklungsmechanik als kausale Ontogenese oder als Entwicklungsmechanik im engeren Sinne bezeichnen: Ihr Ziel wäre die Ermittlung der Ursachen der Entstehung der lebendigen Form. Allein die Entwicklungsmechanik hat auch noch andere Ziele, die über das Individuum hinaus für die Entstehung der Organismen überhaupt von Bedeutung sind. Für sie kommen nach dieser Richtung hin vor allem auch die Variationserscheinungen in Betracht, welche, im Sinne der Deszendenztheorie, für die Entstehung neuer Organismenarten ausschlaggebend sind; ihr Interessengebiet erstreckt sich ferner auch auf die Tatsachen der Vererbung. Die Gesetze dieser beiden Erscheinungen lassen

sich nur auf experimentellem Wege ermitteln. Indem die Entwicklungsmechanik auch diese Tatsachen der Variation und der Vererbung in ihr Arbeitsgebiet einbezieht, wird sie teils zur kausalen Umbildungs- (Variations-)Lehre, teils zu einer kausalen Vererbungslehre. Als erstere hat sie nicht bloß die Art und den Umfang der Variationen irgendeines Gebildes, sondern vor allem die Ursachen dieser Umbildungen festzustellen. Auf diesem Gebiete hat sich die Forschung noch relativ wenig betätigt, was in Anbetracht der Schwierigkeit der hier in Betracht kommenden Verhältnisse begreiflich ist. Vielfach berühren sich diese Bestrebungen mit denen der Ökologie (s. später). Besser steht es mit der kausalen Vererbungslehre, welche sich, ihrem Ziele entsprechend, der im folgenden zu besprechenden Methode bedient.

Züchtung.

4. Züchtung. Eine sehr große Rolle spielen gegenwärtig in der biologischen Forschung Zuchtversuche, die zum Zwecke der näheren Erforschung der Vererbung angestellt werden. Den Anlaß zu der intensiven Pflege gerade dieses Forschungsgebietes gab die Ermittlung bestimmter Regeln der Vererbung, die zunächst für Pflanzen festgestellt, bald aber auch als für Tiere gültig erwiesen wurden. Das rege Interesse für diese Fragen ist begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Vererbungsfrage nicht bloß in allgemein-biologischer Hinsicht, sondern auch im Hinblicke auf ihre praktischen Konsequenzen für die Pflanzen- und Tierzüchtung und für die sozialen Verhältnisse der Menschheit (Eugenik) von größter Bedeutung ist. Die Versuche werden in der Art angestellt, daß man Individuen mit wohl charakterisierten Eigenschaften streng isoliert oder gerade mittels Kreuzung mit bestimmten, anders beschaffenen Individuen, zur Fortpflanzung bringt und dann die Art der Aufteilung dieser Eigenschaften auf die Nachkommenschaft feststellt.

Durch diese jetzt in allen Ländern eifrig gepflegte Forschungsmethode dehnt die Biologie ihr Interessengebiet über das einzelne Individuum hinweg auf die aufeinanderfolgenden Generationen aus, indem sie die zwischen ihnen sich ausbildenden Beziehungen festzustellen sucht. Hierdurch wird die Frage der gegenseitigen Abstammung der Organismen aus dem Bereiche bloßer Vermutungen, in welchem sie sich bisher infolge der rein deskriptiv-vergleichenden Forschungsrichtung befand, in jenes des Experimentes herübergeleitet und so einer exakteren Lösung zugeführt. (Vgl. den Artikel W. Johannsen.)

Psychologie.

5. Psychologie. Die bisher erörterten Methoden besitzen als Anwendungsbereich fast ausschließlich nur die körperlichen Eigenschaften der Lebewesen. Die Erforschung der seelischen Funktion lag bis vor kurzem in den Händen der Philosophen, bewegte sich demnach auf rein spekulativer Bahn. Die Erkenntnis, daß die Biologie an den psychischen Vorgängen nicht achtlos vorübergehen darf, hat in jüngster Zeit dazu geführt, auch die Psychologie in das Arbeitsgebiet des Naturforschers einzubeziehen. Die Methodik dieser Forschungsart ist erst im Entstehen begriffen, ihrem Wesen nach aber ist sie eine experimentelle, der physiologischen Methodik vielfach nahestehende, weshalb man auch von einer experimentellen Psychologie sprechen kann. So versucht man durch entsprechende geistige Inanspruchnahme z. B. die „Instinkte", die

Assoziationsfähigkeit, den Grad der Intelligenz, der geistigen Anpassungsfähigkeit u. a. m. festzustellen. Da zu solchen Versuchen nicht bloß der Mensch, sondern auch andere Organismen herangezogen werden, bildet sich auch eine vergleichende Psychologie aus. Weiteres im Bande „Psychologie" der K. d. G.

III. Kombination von Methoden.

Kombination von Methoden.

Obzwar jede von den erörterten Methoden der Biologie besonderen Zwecken dient, ist oft die Verwendung mehr als einer von ihnen notwendig, um ein bestimmtes biologisches Problem zu lösen. Einen anschaulichen Beleg hierfür liefert die Geschichte der Erforschung des zentralen Nervensystems. Rückenmark und Gehirn sind zunächst in der sorgfältigsten Weise anatomisch und histologisch untersucht worden; trotz der wichtigen Ergebnisse dieser Forschungen hätte man aber niemals einen Einblick in den biologisch gerade besonders wichtigen funktionellen Zusammenhang zwischen den einzelnen Abschnitten dieser Organe, der von ihnen abgehenden Nerven und der von diesen versorgten Körperteile gewonnen, wenn man nicht das Experiment als Hilfsmittel der Forschung herangezogen hätte. Indem man z. B. bestimmte Teile der Hirnrinde reizte, konnte man ganz bestimmte Muskeln zur Zusammenziehung veranlassen; auf diese Weise vermochte man die Funktionen der einzelnen Hirnabschnitte festzustellen. Als man nun ferner einzelne dieser Hirnrindenabschnitte zerstörte, beobachtete man, daß die von ihnen ausgehenden Nervenbahnen — und zwar nur diese — degenerierten, und indem man diese Versuche systematisch fortsetzte, konnte man ermitteln, daß und in welcher Weise Gehirn und Rückenmark aus ganz bestimmt verlaufenden Nervenbahnen und Nervenzentren zusammengesetzt sind, von welchen jede eine besondere Funktion besitzt. Diese Ermittlungen fanden eine Stütze in den Ergebnissen entsprechender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, da es sich herausstellte, daß einzelne dieser Nervenbahnen nicht gleichzeitig, sondern allmählich, nacheinander zur vollen Ausbildung gelangen und daher auch auf diese Weise näher bestimmt werden können. Endlich zog man auch die Pathologie zu Hilfe und die experimentell am Tiere gewonnenen Ermittlungen gewannen durch den Vergleich mit den Befunden am Krankenbette eine besondere Bedeutung deshalb, weil sich alsbald herausstellte, daß sie vielfach eine direkte Anwendung auch auf den Menschen erlaubten. Erst durch das Zusammenarbeiten aller dieser verschiedenen Untersuchungsarten gewann man eine Vorstellung von dem inneren Aufbaue und von der funktionellen Organisation des zentralen Nervensystems, und nur auf diesem Wege ist auch in Zukunft ein Fortschritt auf diesem Gebiete möglich. — Dieses Zusammenarbeiten ist zur Lösung vieler anderer biologischer Probleme notwendig und es gestaltet sich infolgedessen die biologische Methodik oft außerordentlich kompliziert.

IV. Philosophische Analyse in der Biologie.

Der Hauptzweck der hier erörterten Methoden ist die Feststellung und Ermittlung von *Tatsachen*. Diese allein, trotz ihrer fundamentalen Bedeutung, vermögen freilich nicht die Biologie zu einer Wissenschaft im vollen Sinne dieses

Wortes auszugestalten, sie stellen nur eine Wissenssumme dar, in deren innere Verknüpfung, in deren tieferes Verständnis wir erst durch die gedankliche Analyse, durch Theorien und Hypothesen einzudringen vermögen. Mit den allgemeinsten Schlüssen und Vorstellungen dieser Art greift die Biologie, wie jede Wissenschaft, auch in das Gebiet der philosophischen Betrachtung der Dinge über. Die Beschäftigung mit diesen ganz allgemeinen Problemen der Biologie hat zur Abgliederung einer besonderen „Naturphilosophie" geführt, die besonders in jüngster Zeit wieder lebhaftere Pflege erfahren hat und der sich nicht bloß die Philosophen von Fach, sondern auch einzelne Biologen selbst zugewendet haben. (Vgl. z. B. den Artikel zur Strassen sowie den von E. Becher verfaßten Band „Naturphilosophie" der K. d. G.)

Neben den rein Sachliches ermittelnden Methoden bedient sich demnach die Biologie auch der rein gedanklichen Methode der philosophischen Betrachtungsweise. Die Geschichte der Biologie lehrt, wie tiefgreifend der Einfluß dieser Betrachtungsart auf die biologische Forschung ist, und daß die Wandlungen der Anschauungen auf diesem Gebiete oft auch Wandlungen der jeweiligen Forschungsrichtung in der Biologie zur Folge hatten.

Literatur.

Eine zusammenfassende Darstellung der biologischen Forschungsrichtungen und ihrer Methoden existiert nicht. Eine allgemeine Darstellung der ersteren findet sich in dem Werke von

S. Tschulok, Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Historisch-kritische Studie, Jena 1910, G. Fischer.

Was die makroskopischen Untersuchungsmethoden betrifft, so finden sich besondere Angaben hierüber nur in speziellen Arbeiten. — Über die mikroskopische Untersuchungsmethodik gibt es zahlreiche Lehrbücher, von welchen hier folgende genannt sein mögen:

Behrens-Kossel-Schiefferdecker, Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung, Braunschweig 1889, Bruhn.

Böhm-Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik, München u. Berlin 1912, Oldenburg.

Becher-Demoll, Einführung in die mikroskopische Technik, Leipzig 1913, Quelle u. Meyer.

Über die Methodik der Physiologie orientiert das Handbuch der physiologischen Methodik von R. Tigerstedt, 3 Bde., Leipzig 1910—1914, Hirzel. — Über die physikalisch-chemischen Methoden finden sich Angaben in den einzelnen Lehrbüchern, ferner bei Höber, Physik und Chemie der Zelle und der Gewebe, Leipzig 1913. — Hinsichtlich weiterer Forschungsmethoden muß auf die Lehrbücher und „Praktika" der einzelnen Fächer verwiesen werden.

DIE UNTERSUCHUNGSMETHODEN DES BOTANIKERS.[1]

Von

O. Rosenberg.

Obwohl in der Botanik als einer biologischen Wissenschaft im großen und ganzen dieselben Untersuchungsmethoden vorkommen wie in der Zoologie, so existieren doch wichtige Unterschiede, die uns berechtigen, in einer Darstellung der biologischen Methodik einige Hauptpunkte der speziell botanischen Technik anzuführen. Die Brauchbarkeit der verschiedenen Methoden hängt ja schließlich von der besonderen Beschaffenheit des zu untersuchenden Organs, Gewebes und folglich auch von der Organisation der Zelle selbst ab. Die Pflanzenzelle unterscheidet sich im allgemeinen in einigen Beziehungen von der tierischen Zelle, z. B. durch das Vorkommen einer oft sehr dicken Zellmembran und von großen Zellsaftvakuolen im Plasma, Verhältnisse, die eine besondere Untersuchungstechnik genügend motivieren. — Im folgenden werden nur die deskriptiven, nicht die experimentellen oder physiologischen Methoden berücksichtigt.

Makroskopische Untersuchungsmethode.

Sehen wir zunächst von den im eigentlichen Sinne mikroskopischen Untersuchungen dienenden Manipulationen ab, um solche Methoden zu besprechen, die für eine makroskopische Untersuchung oder höchstens bei Lupenvergrößerung verwendbar sind. Hier kommen vor allem die Untersuchungsmethoden der beschreibenden Systematik in Betracht. Die Bestimmung der systematischen Stellung einer lebenden oder in Spiritus, resp. in Formol aufbewahrten Pflanze fordert im allgemeinen keine speziellen Untersuchungsmethoden. In den meisten Fällen wird aber das Material für die systematische Untersuchung in getrocknetem Zustande, als Herbarmaterial u. dgl., vorliegen. Solche systematisch wichtigen Organe wie Blüten u. dgl. müssen in einen für die genauere Untersuchung geeigneten Zustand übergeführt werden. Die Objekte werden daher in Wasser oder noch besser in verdünnter Kalilauge, Ammoniakwasser oder Milchsäure ein wenig aufgekocht, wodurch sie weich werden und sich ausdehnen. Wenn die Objekte durch diese Behandlung zu sehr erweicht werden, empfiehlt es sich, dieselben in Alkohol ein wenig zu härten. In dieser Weise behandelte Pflanzenteile aus Herbarmaterial lassen sich mit Vorteil sogar auch für anatomische Untersuchungen benutzen.

Die Untersuchung des inneren Baues eines Pflanzenorgans durch Zergliederung oder Dissektion der Gewebe, wie sie so oft bei den zoologischen Arbeiten zur Anwendung kommt, spielt in der Botanik nur in ganz bestimmten Fällen

1) Über die Untersuchungsmethoden der Pflanzenphysiologie vgl. den von Haberland redigierten botanischen Teil des Bandes 2.

eine Rolle, z. B. zur Darstellung des Gefäßbündelverlaufs. Wenn man geeignete Organe, z. B. Stammteile mit stark verholzten Leitungsbahnen, einer langsamen Fäulnis unter Wasser aussetzt, so werden die weichen Teile des Organs zerstört oder lassen sich ohne Schwierigkeit wegpräparieren, und man erhält dabei oft sehr schöne, gerade für physiologische Zwecke sehr lehrreiche Gefäßbündelskelette. In gewissen Fällen, z. B. bei mehr oder weniger durchscheinenden Stämmen, läßt sich der Gefäßbündelverlauf einfach durch Aufsaugung farbiger Lösungen in die Leitungsbahnen bei der Transpiration sehr gut demonstrieren.

Mikroskopische Untersuchungsmethode.

Die mikroskopischen Untersuchungsmethoden. Die mikroskopische Untersuchung der Pflanzenkörper, gleichwie der Tierkörper, kann an lebendem und an totem Material geschehen. Hier zeigen jedoch die Pflanzenobjekte einen bestimmten Vorzug, indem dieselben viel häufiger eine oft recht eingehende Analyse in lebendem, natürlichem Zustande gestatten. Dies hängt wohl vor allem mit der besonderen Beschaffenheit der Pflanzenzelle selbst zusammen, die in ausgewachsenem Stadium gewöhnlich große Zellsafträume enthält, wodurch dieselbe, verglichen mit den meisten tierischen Zellen, relativ durchsichtig wird. Auch sehr dicke Schnitte, die noch unversehrte Zellen enthalten, können daher ein ziemlich genaues Studium der lebenden Zelle gestatten. Ursprünglich bestand auch die Pflanzenhistologie hauptsächlich in Beobachtung lebender oder überlebender Pflanzen und Pflanzenteile. Nicht nur in der Pflanzenanatomie, sondern sogar in der Embryologie galt damals der Grundsatz, daß die Gewebe und der Zellinhalt nur lebend untersucht werden dürften. Erst allmählich, und viel später als in der Zoologie, hat man mit der Fixierung und Färbung der zu untersuchenden Objekte begonnen. Und in unseren Tagen spielen auch auf botanischem Gebiet Fixierung und Färbung in der modernen Mikrotechnik eine sehr wichtige Rolle. Da indessen die Fixierungsmittel eine teils fällende, teils lösende und destruierende Einwirkung auf die Zellbestandteile haben, so ist immer strenge Kritik geboten, um auseinanderhalten zu können, was wirkliche Struktur, die auch dem lebenden Objekt zukommt, und was Kunstprodukt ist. (Vgl. den Artikel Lidforss.) Und dann scheint es wirklich angebracht, die alten Methoden nicht ganz zu vernachlässigen, sondern die Bilder der fixierten und der frischen Gewebe miteinander zu vergleichen. Behufs eines richtigen Verständnisses der mikroskopischen Bilder müssen beide Wege betreten werden, jeder hat aber seine eigene Methode, um seine Aufgabe zu lösen.

Untersuchung lebender Objekte.

Manche botanische Objekte sind schon an sich so klein und durchsichtig, daß sie ohne weitere Vorbehandlung sich zur mikroskopischen Untersuchung eignen; so z. B. viele Pilze, Algen, Moosprotonema u. dgl. Die mikroskopische Untersuchung von Algen und vielen Pilzen kann sehr leicht am lebenden Material vorgenommen werden. Ganz besonders gilt dies von den mikroskopischen Algen, die, ohne weiteres in ihrem natürlichen Medium liegend, eine ziemlich eingehende Analyse gestatten. Die Kultur der Objekte im hängenden Tropfen in feuchter Kammer hat sich für zahlreiche Untersuchungen über die

Eigenschaften dieser Organismen sehr gut bewährt. Auch höhere Pflanzen können zur Lebendbeobachtung unter dem Mikroskop ohne besondere Vorbehandlung benutzt werden. So hat man den Befruchtungsvorgang in lebenden Embryosäcken verfolgen können. Nur ist es wichtig, daß die Objekte in einer geeigneten Beobachtungsflüssigkeit liegen. Wasser, wie gewöhnliches Leitungswasser, hat sich in vielen Fällen als ein Gift für die lebenden Zellen erwiesen. Sehr verdünnte Salzlösungen, Zuckerlösungen u. dgl. eignen sich dagegen sehr gut.

Wenngleich also der Botaniker in vielen Fällen ziemlich weit mit dem Studium lebender Gewebe kommen kann, so muß er doch bei rein zytologischen Problemen das Material, wie in der Zoologie, in bestimmter Weise abtöten, um die Zellstruktur einigermaßen naturgetreu zu erhalten. Hierbei kommen auch dieselben Fixierungsmethoden wie in der Zoologie vielfach zur Anwendung. Nur muß man immer genau darauf sehen, daß die Membran der Pflanzenzellen einen ziemlich großen Widerstand gegen die eindringende Fixierungsflüssigkeit leistet, und daß daher das Material vor der Fixierung in möglichst kleine Stücke zerlegt werden muß. Einige der am meisten in der botanischen Mikrotechnik benutzten Fixierungsmittel mögen hier angeführt werden: vor allem Chrom-Osmium-Essigsäure, Alkohol-Essigsäure, Chlorzink-Alkohol-Essigsäure und viele andere. Im allgemeinen empfiehlt es sich, die Fixierung unter der Luftpumpe vorzunehmen, um die in den Interzellularen vorhandene Luft auszutreiben und dadurch eine vollständigere Durchtränkung der Objekte zu ermöglichen. Es ist oft schwer, das Plasma älterer Pflanzenzellen mit großen Safträumen, in welchen hoher Turgor herrscht, gut zu fixieren. Man hat da mit gutem Erfolg versucht, Schnitte aus freier Hand direkt über Osmiumdämpfen zu fixieren.

Fixierungsmethoden.

Schnittmethoden.

Schnittmethoden. Die meisten Objekte sind nun aber derart dick und undurchsichtig, daß sie in dünne Schnitte zerlegt werden müssen, um eine mikroskopische Untersuchung zu gestatten. Hierbei kommen für den Botaniker zwei Hauptmethoden in Betracht.

In dem einen Falle wird das Objekt direkt geschnitten, ohne andere Vorbehandlung als solche, die in einer Aufweichung, resp. Härtung der Zellelemente besteht. Bei der anderen Methode wird das Material in einem besonderen, erstarrenden Medium eingeschlossen und durchtränkt, und dann das Objekt zugleich mit dem Einschlußmittel geschnitten. Beide Methoden werden in der botanischen Mikrotechnik vielfach verwendet, jede für ihren Zweck, und die eine kann im allgemeinen nicht durch die andere ganz ersetzt werden.

Schnitte durch lebende Objekte.

Wie schon oben gesagt, sind die pflanzlichen Gewebe im allgemeinen, infolge des Vorkommens einer oft stark verdickten Zellmembran, derart fest und starr, daß es meistens keine allzu große Schwierigkeit bietet, hinreichend dünne Schnitte durch mehr oder weniger ausgewachsene Pflanzenteile herzustellen. Dies ist auch die Ursache, warum so oft Schnitte durch frische, lebende Objekte bei den botanischen Untersuchungen benutzt werden. In solchem Falle muß man natürlich das Objekt aus freier Hand mit Rasiermesser oder Handmikrotom schneiden. Wenn die Objekte sehr dünn sind, bei weicheren Stammteilen,

Blättern u. dgl., empfiehlt es sich, dieselben zwischen die Längshälften einer Holundermarkstange einzuspannen und beide zusammen zu schneiden. Bei härteren Pflanzenteilen ist es besser, dieselben zwischen Kork- oder Paraffinplatten einzuschließen. Für sehr harte Objekte, wie Stämme der Holzgewächse, hat man besonders gebaute Mikrotome konstruiert. Sollen die Schnitte nicht im lebenden oder überlebenden Zustande untersucht werden, ist es vorteilhaft, die Objekte vor dem Schneiden in Alkohol etwas zu härten, oder bei harten Gegenständen, wie Hölzern, Früchten usw., dieselben durch Aufquellen in Wasser aufzuweichen. Die Schnitte werden sofort in Wasser übergeführt, um dann für die verschiedenen Aufgaben eine verschiedene Behandlung zu erfahren.

Schnitte, zumal durch lebende Gewebe, enthalten meistens sehr viel Luft in den Interzellularen und anderswo und sind daher ziemlich undurchsichtig. Man kann die Luft durch Erhitzung unter dem Deckglas, durch Eintauchen in Alkohol oder noch besser durch Einlegen in frisch ausgekochtes Wasser vertreiben. In anderen Fällen, wo dicke Schnitte vorliegen, und die Zellen durch dicken Plasmainhalt oder andere Inhaltskörper undurchsichtig erscheinen, empfiehlt es sich, die Einschlüsse durch Reagentien, wie Kalilauge, Eau de Javelle oder Milchsäure zu zerstören oder die Schnitte mit einem flüssigen Medium von hohem Brechungsindex, wie Kanadabalsam, Xylol u. dgl., zu durchtränken.

Einbettungsmethoden.

Weichere Pflanzenteile mit dünnwandigen Zellen, Vegetationspunkte und überhaupt embryonale Gewebe lassen sich aber im allgemeinen nicht gut aus freier Hand schneiden, sondern müssen nach vorangegangener Einschließung in Paraffin u. dgl. mit dem Mikrotom geschnitten werden. Die Einbettungsmethoden sind ganz dieselben wie in der zoologischen Mikrotechnik; meistens werden die Objekte nach Chloroform- oder Zederholzölbehandlung in Paraffin gebracht. Wie schon oben gesagt, eignen sich indessen nicht alle Pflanzenobjekte zur Paraffineinbettung. Die starke Dehydrierung bewirkt, daß die Zellmembranen ganz unnatürlich erscheinen, außerdem können nur weichere Gewebe, in Paraffin eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten werden.

In der Botanik wird nur selten die Zelloidineinbettung benutzt. Nur in ganz bestimmten Fällen bedeutet diese in der tierischen Mikrotechnik viel gebrauchte Methode einen Vorteil, so z. B. wo es wichtig ist, die Stellungsverhältnisse der Blütenteile ungestört im Schnitte beizubehalten, bei Herstellung von Blütendiagrammen u. dgl.

Färbungsmethoden.

Wenn nun die Schnitte fertig vorliegen, kann man dieselben färben, um bestimmte Gewebe- bzw. Zellpartien deutlicher hervortreten zu lassen. Hierbei ist zu bemerken, daß in der botanischen Mikrotechnik Färbungen oft keine so wichtige Rolle spielen wie in der Zoologie. In vielen Fällen ist die Differenzierung der verschiedenen Pflanzengewebe so scharf, daß die Färbung ganz unnötig ist. Das Vorkommen von besonderen Membranverdickungen, von Chlorophyllkörpern und anderen Einschlüssen in dem Plasma bzw. in dem Zellsaft macht gewöhnlich die Unterscheidung der Gewebe, zumal in Schnitten durch lebendes Material, ziemlich leicht. So läßt z. B. ein Spirogyrafaden, in einem

Tropfen Wasser untersucht, den Chromatophor, die Pyrenoide und den Kern sehr scharf hervortreten, und ein Studium solcher Präparate trägt zweifellos zu einer vollständigeren Auffassung der lebenden Zelle bei. Bei rein zytologischen Untersuchungen muß man aber zu verschiedenen Färbungsmethoden greifen, um die feineren Zellbestandteile sich gegeneinander abheben zu lassen. Hierbei kommt meistens dieselbe Färbungstechnik wie in der Zoologie zur Anwendung. Die Durchfärbung des Objekts, die sog. Stückfärbung, kommt aber für die Pflanzen viel weniger in Betracht als bei tierischen Objekten, weil die Pflanzenmembranen die Farbstoffe manchmal nur sehr schwer hindurchlassen und ein gleichmäßiges Vordringen derselben beeinträchtigen.

Membranfärbungen.

Hier ist nicht der Platz, auf die verschiedenen Methoden der Färbung der Zellbestandteile einzugehen, nur mögen einige Worte über die speziell botanischen Methoden zur Färbung der pflanzlichen Zellmembranen gesagt werden. Bei der Untersuchung der Zellmembranen und ihres Verhaltens gegenüber verschiedenen Farbstoffen kommen hauptsächlich Schnitte aus freier Hand, also nicht von in Paraffin eingebettetem Material, zur Anwendung. Oft ist es dabei vorteilhaft, den Zellinhalt aufzulösen, um die Einwirkung der Farbstoffe auf die Zellmembran besser verfolgen zu können. Es existieren nun eine Menge Farbstoffe, die eine Unterscheidung der Bestandteile der Zellmembranen ermöglichen. Sehr gut bewährte Reagentien, die zugleich als chemische Indikatoren wirken, sind z. B. für Zellulose Chlorzinkjod, für Holzmembranen Anilinsulfat, Phlorogluzin und Salzsäure, für verkorkte Membranen Jodreagentien usw. Besonders in der letzten Zeit hat man spezielle „Membranstoffe" gefunden, wie Rutheniumrot für Pektinstoffe, Safranin für Holz, Kongorot für Zellulose, Sudan III für kutinisierte Membranen usw.

Sehr instruktiv sind kombinierte Färbungen der Schnitte, die sich durch aufeinanderfolgende Behandlung mit verschiedenen Farbstoffen oder gleichzeitige Färbung mit einem Farbengemisch, sog. Doppelfärbung, erzielen lassen.

Plasmodesmen.

Eine besondere Methode erfordert das Sichtbarmachen der sog. Plasmodesmen, dünner Plasmafortsätze, wodurch die Plasmakörper angrenzender Zellen durch die Tüpfel der Zellmembran hindurch in Verbindung miteinander stehen. Nur in seltenen Fällen sind sie schon unmittelbar im Leben sichtbar. Gewöhnlich werden frische, dünne Schnitte vorher fixiert und dann in eine quellende Flüssigkeit gebracht und schließlich gefärbt.

Färbungsanalyse.

Manchmal hat man den Färbungen den Wert mikrochemischer Reaktionen zugeschrieben, worauf hier jedoch nicht näher eingegangen werden soll. Nur sei betont, daß besonders bei sog. regressiven Färbungsmethoden, wo die Schnitte überfärbt und nachher ausgewaschen werden, bis nur noch bestimmte Teile den Farbstoff behalten, eine kritische Beurteilung und Sichtung der Resultate durchaus nötig ist. Auch bei sog. Doppelfärbungen ist man nicht immer berechtigt, auf eine verschiedene chemische Natur verschieden gefärbter Teile ohne weiteres zu schließen. Sicher ist jedoch, daß, wenn auch die Färbungen nicht als eigentliche chemische Reaktionen aufgefaßt werden dürfen, sie doch

manchmal eine große Bedeutung für die Mikrochemie der Zellbestandteile haben können. Und als morphologische Hilfsmittel, um sonst undeutliche Strukturen zur Beobachtung geeignet zu machen, spielen die Färbungen eine sehr wichtige Rolle.

In gewissen Fällen gelingt es, Farbstoffe aus sehr verdünnten Lösungen in den lebenden Zellen aufzuspeichern, sog. Vitalfärbung. Die Bedeutung dieser Methode ist allerdings umstritten. Eine gewisse Bedeutung kommt aber sicher der intravitalen Membranfärbung gewisser Algen zu. Es gelingt nämlich, die neugebildeten Membranen der Algen zu färben, ohne den lebenden Zellinhalt zu schädigen, wenn man z. B. Algen in sehr verdünnten Wasserlösungen von Kongorot kultiviert. In anderen Fällen, wo die Farbstoffe in den Zellsaftvakuolen aufgespeichert werden, läßt sich dadurch eine Auffassung von den diosmotischen Eigenschaften der Zelle gewinnen.

Vitalfärbung.

Die mikrochemischen Untersuchungsmethoden. Im Anschluß an die Färbungsmethoden sei auf die bei botanischen Arbeiten so überaus wichtigen, im engeren Sinne mikrochemischen Methoden hingewiesen. Diese gestatten, das Vorhandensein und die Lokalisation der verschiedenen, physiologisch wichtigen Substanzen in den Zellen zu bestimmen. Als allgemeine Regel gilt, daß mikrochemische Untersuchungen an lebendem Material angestellt werden sollen. Die Schnitte sind also aus freier Hand, am besten mit dem Rasiermesser, auszuführen, und zwar so dick, daß unversehrte Zellen zur Beobachtung vorliegen. Hierbei ist zu bemerken, daß die mikrochemischen Untersuchungen von Pflanzenzellen unter ganz anderen Umständen ausgeführt werden als bei gewöhnlichen chemischen Arbeiten. In den meisten Fällen sind viele verschiedene Substanzen gleichzeitig vorhanden, die daher die Reaktionen in vielen Richtungen beeinflussen können. In letzterer Zeit ist aber eine außerordentlich große Zahl mikrochemischer Reaktionsmethoden ausgearbeitet worden, die zu einem tieferen Einblick in die Chemie der Zelle beigetragen haben. Hier kann natürlich nicht näher auf Einzelheiten solcher Untersuchungen eingegangen werden. Eine nach verschiedenen Richtungen hin sehr brauchbare Methode stellt die durch wasserentziehende Mittel hervorgebrachte Plasmolyse der Zellen dar. Außer für rein physiologische Probleme, zur Bestimmung des osmotischen Druckes u. dgl., wird die Plasmolyse angewandt, um die Protoplasten aus der Zellhaut freizupräparieren, indem z. B. das plasmolysierte Gewebe mit Nadeln zerzupft wird. Solche freipräparierte Protoplasten eignen sich sehr für mikrochemische Untersuchungen. Auch läßt sich durch sog. anormale Plasmolyse eine Isolierung der Vakuolen herbeiführen, wodurch ein Mittel gegeben wird, die Lokalisierung verschiedener Substanzen innerhalb der Zelle zu bestimmen, die mit den sonst üblichen mikrochemischen Methoden oft nur mit großer Schwierigkeit gelingt.

Mikrochemische Methoden.

Plasmolyse.

Zur dauernden Aufbewahrung von Präparaten benutzt man in der botanischen Mikrotechnik hauptsächlich zwei verschiedene Einschlußmedien, einerseits Glyzeringelatine, anderseits Kanadabalsam oder venetianischen Terpentin. Beide haben ihre Vorzüge, durch beide wird eine Aufhellung der Präparate er-

Dauerpräparate.

zielt, gleichzeitig mit einer festen, bleibenden Einschließung derselben. Für Präparate von frischem Material, die nur die Membranstrukturen zeigen sollen, empfiehlt es sich, Glyzeringelatine zu benutzen, da hierbei eine Auswässerung und Schrumpfung vermieden wird. Ein Kollenchymgewebe, in Glyzeringelatine oder in Kanadabalsam aufbewahrt, zeigt durchaus verschiedene Bilder. Ein anderer Vorteil des Glyzerineinschlusses ist auch der, daß dabei das Chlorophyll ziemlich gut erhalten bleibt.

Wenn es gilt, von fadenförmigen, nicht als Schnitte vorliegenden Pflanzenteilen, wie Algen, Pilzen usw., Dauerpräparate anzufertigen, so müssen die Objekte zuerst fixiert werden. Wenn solche Objekte nämlich direkt in Glyzerin o. dgl. eingeschlossen werden, schrumpfen die Zellen meistens sehr stark. Sie müssen daher durch entsprechende Methoden fixiert und gehärtet werden, am besten durch Fixieren über Osmiumdämpfen und Überführen in sehr verdünntes Glyzerin, das nachher allmählich, z. B. in einem Exsikkator, konzentriert wird.

Literatur.

BEHRENS, H., Mikrochemische Analyse. Hamburg und Leipzig 1895, 1896.
CHAMBERLAIN, CH., Methods in Plant Histology. Chicago 1905.
DOP, P. et GAUTIÉ, A., Manuel de Technique Botanique. Paris 1909.
STRASBURGER, E. und KÖRNICKE, M., Das botanische Praktikum. Jena 1913.
TUNMANN, O., Pflanzenmikrochemie, ein Hilfsbuch beim mikrochemischen Studium pflanzlicher Objekte. Berlin 1913.
MOLISCH, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
ZIMMERMANN, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

ZUR GESCHICHTE UND KRITIK DES BEGRIFFS DER HOMOLOGIE.

VON

H. SPEMANN.

Motto: **Die Reize der vergleichenden Anatomie zu schildern scheint mir überflüssig, da sie sich jedem nicht ganz verwahrlosten Geiste von selbst darbieten. Anders verhält es sich, wenn über ihren Nutzen, d. h. ihren Einfluß auf andere Wissenschaften und Bestrebungen gefragt wird.**

J. F. Meckel 1821.

Der Begriff der Homologie

Es gibt Begriffe von so zentraler Bedeutung, daß ihre Entstehung, Wandlung und Auflösung, kurz ihre Geschichte, den Entwicklungsgang der Wissenschaft bezeichnet, der sie angehören. Ein solcher ist in der vergleichenden Anatomie der Begriff „Homologie".

Geometrische Fassung.

Als homolog bezeichnete man ursprünglich formal gleichwertige Körperbezirke zweier nach gleichem Grundplan gebauter Organismen. Der rechte Arm eines Menschen z. B. ist dem rechten Arm eines anderen Menschen homolog, aber auch der rechten Vordergliedmaße aller übrigen Wirbeltiere, dem rechten Vorderbein eines Pferdes, eines Hundes, dem rechten Flügel eines Vogels, der rechten Brustflosse eines Fisches. Diese Vordergliedmaße mag zum Greifen, zum Laufen, zum Fliegen, zum Rudern dienen, sie mag also eine Funktion haben, welche sie will, wenn sie nur demselben Bauplan folgt und in zwei nach demselben Bauplan gebildeten Organismen dieselbe Stelle einnimmt, so ist damit ihre Homologie gegeben. Homologie ist also ein Grundbegriff der Morphologie, der von der Funktion ganz absehenden Formenlehre der organischen Körper; homolog heißt soviel wie morphologisch gleichwertig.

Älter als das Wort Homologie ist der Begriff, den es bezeichnet, älter noch die morphologische Vergleichung überhaupt. Vom naiven Menschen, ja von jedem Kind wird sie unbewußt geübt, und führt oft zu Bezeichnungen von überraschender Ursprünglichkeit. Folgerichtig angewandt ermöglicht sie, die Fülle der Tierformen in einem natürlichen System zu ordnen, und erst zuletzt gelangt sie selbst als Methode ins Bewußtsein. Es ist schwer, manchmal vielleicht unmöglich, den Anteil der einzelnen Forscher an diesem natürlichen Entwicklungsgang genau festzustellen; vor allem die Anfänge liegen auch hier im Dunkel. So mögen die folgenden Beispiele nur zur Erläuterung dienen.

Idealistische Periode der vergleichenden Anatomie. P. Camper.

Petrus Camper hielt im Jahre 1778 in der Académie de dessin von Amsterdam zwei Vorträge „sur l'analogie qu'il y a entre la structure du corps

humain et celle des quadrupèdes, des oiseaux et des poissons". Goethe schreibt darüber (W. A. II, 8, S. 71): „Eingenommen von der aufgefaßten Idee, wagte Camper, auf der schwarzen Lehrtafel, durch Kreidestriche, den Hund in ein Pferd, das Pferd in einen Menschen, die Kuh in einen Vogel zu verwandeln ... und erreichte durch diese geistreichen, sprungweise gewagten Vergleichungen die Absicht, den inneren Sinn des Beobachters aufzuschließen, der nur allzuoft von Äußerlichkeiten gefangen gehalten wird." In diesem Zusammenhang erklärte Camper es für lächerlich, ja abgeschmackt, die Engel und Amoretten als Menschen mit Flügeln darzustellen, da die Arme den Flügeln entsprächen. Das ist, freilich in elementarster Form, echt vergleichend-anatomisch gedacht.

Viel mehr als ein flüchtiges Aperçu war das allerdings nicht; und so mußte später Goethe berichten, daß er dem hochverehrten Mann seine Schrift über den von ihm beim Menschen entdeckten Zwischenkiefer (os intermaxillare) zugeschickt habe, „und zwar Format und Schrift so anständig, daß sie der treffliche Mann mit einiger Verwunderung aufnahm, Arbeit und Bemühung lobte, sich freundlich erwies; aber nach wie vor versicherte, der Mensch habe kein os intermaxillare" (W. A. II, 8, S. 119).

Goethe.

Worin bestand nun jene oft erwähnte Entdeckung Goethes? Bei allen Säugetieren sitzen die oberen Schneidezähne in einem besonderen Knochen, dem Zwischenkiefer, os intermaxillare; nur beim Menschen sollte das anders sein. „Es trat der seltsame Fall ein, daß man den Unterschied zwischen Affen und Mensch darin finden wollte, daß man jenem ein os intermaxillare, diesem aber keines zuschrieb; da nun aber genannter Teil darum hauptsächlich merkwürdig ist, weil die oberen Schneidezähne darin gefaßt sind, so war nicht begreiflich, wie der Mensch Schneidezähne haben und doch des Knochens ermangeln sollte, worin sie eingefügt stehen. Ich suchte daher nach Spuren desselben und fand sie gar leicht — —" (W. A. II, 8, S. 119).

Was diese Entdeckung denkwürdig macht, ist nicht die Schwierigkeit der Beobachtung, sondern die tiefe Auffassung des Organismus und das treue Festhalten an der Idee, das Goethe suchen und finden ließ. Und diese leitende Überzeugung war, „daß alle Abteilungen des Geschöpfes, im einzelnen wie im ganzen, bei allen Tieren aufzufinden sein möchten, weil ja auf dieser Voraussetzung die schon längst eingeleitete vergleichende Anatomie beruht" (W. A. II, 8, S. 118).

Geoffroy St. Hilaire.

In diesen Worten ist treffend und anspruchslos ausgedrückt, was Geoffroy St. Hilaire als seine „Théorie des analogues" und sein „Principe des connexions" proklamiert hat. „On sait que la nature travaille constamment avec les mêmes matériaux ... on la voit tendre toujours à faire reparaître les mêmes éléments en même nombre, dans les mêmes circonstances et avec les mêmes connexions (1807, S. 343). Les êtres d'un même groupe s'enchaînent par les rapports les plus intimes, et sont composés par des organes tout à fait analogues (1818, S. XVII). Un organe est plutôt altéré, atrophié, anéanti, que transposé" (1818, S. XXX).

Die Bezeichnung Homologie.

Was Geoffroy St. Hilaire hier so scharf als Analogie definiert, ist dasselbe, was wir heutzutage Homologie nennen. Das Wort ist wohl aus der Geometrie herübergenommen. Von homologen Punkten spricht man dort bei „ähnlichen" Figuren; man nennt so z. B. die einander entsprechenden Punkte zweier ähnlicher, d. h. gleich gestalteter, aber verschieden großer Dreiecke. Das Gemeinsame liegt in der Forderung, daß die Gebilde, deren Teile verglichen werden, einander „ähnlich" sind, und daß die gleich gesetzten Punkte dieselbe relative Lage im ganzen einnehmen. Wobei die Anforderungen an Ähnlichkeit und Lageverhältnisse in der Mathematik naturgemäß viel strenger sind als in der Anatomie.

Owen. Homologie-Analogie.

Wer das Wort Homologie zuerst in diesem Sinn gebraucht hat, ist wohl nicht mehr festzustellen. Geoffroy St. Hilaire nennt einmal (1825, S. 341) die Sinnesorgane homolog, mit dem Zusatz: „comme s'exprimerait la philosophie Allemande". Owen, der diese Bemerkung zitiert (1848, S. 5), griff das Wort auf, definierte es noch weiter und verwandte es als erster ausschließlich und konsequent in diesem Sinn.

Es wurde oben auf die Tatsache hingewiesen, daß morphologische Vergleichung schon in der vorwissenschaftlichen Zeit geübt wurde, daß morphologische Ähnlichkeit Grundlage gleicher Bezeichnungen ist. Nun kann aber eine sehr weit gehende Ähnlichkeit auch zwischen zwei Tierformen und ihren Organen bestehen, wenn beide einem ganz verschiedenen Bauplan folgen; dann nämlich, wenn diese Organe einer Funktion angepaßt sind, welche ganz bestimmte Anforderungen an den Bau stellt. So sind Gliedertiere und Wirbeltiere gewissermaßen nach ganz verschiedenen Prinzipien konstruiert; einige ihrer Vertreter aber, z. B. die Insekten und die Vögel, führen eine in mehrfacher Hinsicht ähnliche Lebensweise. Beide sind typische Lufttiere, welche sich vom Boden erheben können. So besitzen sie denn beide, von vielen anderen Ähnlichkeiten zu schweigen, Luftruder, die man in beiden Fällen als Flügel bezeichnet. Und was das sprachschaffende Volk unwillkürlich tat und tut, das hat sich weit in die Wissenschaft hinein fortgesetzt. Owen dringt nun hier mit besonderem Nachdruck auf eine scharfe Scheidung, wie der Begriffe so der Bezeichnungen. Die morphologisch gleichwertigen Teile nennt er konsequent homolog, die funktionell gleichwertigen Teile dagegen analog. Diese Unterscheidung ist seither in der vergleichenden Anatomie eingebürgert. Sie kann leicht, aber auch sehr schwierig sein; ja es mag Fälle geben, wo sie nicht nur tatsächlich, sondern prinzipiell unmöglich ist.

Aber auch innerhalb der morphologischen Vergleichbarkeit selbst machte Owen weitere Unterscheidungen. Schon die äußerliche Betrachtung, noch mehr die anatomische Zergliederung lehren, daß der Körper der meisten Tiere aus niedrigeren, morphologisch gleichwertigen Einheiten zusammengesetzt ist. Sehen wir ganz ab von den Zellen, jenen Bauelementen des Körpers aller vielzelligen Tiere, so wiederholen sich Gebilde niedrigerer Ordnung vielfach im Körper; man denke an die Schuppen der Fische, die Federn der Vögel, die Wirbel der Wirbelsäule, aber auch die vorderen und die hinteren Gliedmaßen,

die Arme und Beine der Wirbeltiere, welche nach demselben Plan gebaut sind. Solche Gebilde kann man im ganzen und in ihren einzelnen Teilen untereinander vergleichen und die Homologien feststellen. Diese Art von Homologie mag im letzten Grund auf dasselbe hinauslaufen wie diejenige, welche etwa zwischen einem Vorderbein und einem Flügel besteht; zunächst aber ist es sicher logisch ein Unterschied, ob man zwei Teile eines oder zweier Organismen miteinander vergleicht. Owen wies wohl als erster auf diesen Unterschied hin und suchte ihn durch die Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen; das wurde später von Bronn und endlich von Haeckel aufgenommen und weitergeführt.

Haeckel. Homodynam, homonym.

Haeckel (1866, S. 314) beschränkte die Bezeichnung homolog auf die morphologisch entsprechenden Teile zweier verschiedener Organismen und nennt im Unterschied dazu zwei morphologisch gleichwertige Teile eines und desselben Organismus entweder homodynam oder homonym. Homodynam dann, wenn sie als „Metamere" in der Hauptachse des Körpers aufeinander folgen, wie etwa die Wirbel der Wirbelsäule; homonym dagegen dann, wenn es sich um „Epimere" handelt, welche Glieder einer Nebenachse darstellen, wie etwa die einzelnen Abschnitte eines Armes, eines Beines.

Die Bezeichnungen homolog und homodynam haben sich im Sinne Haeckels eingebürgert, nicht aber die Bezeichnung homonym; ich möchte glauben, weil der Begriff, für den Haeckel ihn verwendet, die wirklichen Verhältnisse nicht trifft. Das Wort ließe sich vielleicht für Gebilde verwenden, die wie die oben angeführten Schuppen, Federn, Zähne nach demselben Typus gebaut sind, ohne doch einer wirklichen Achse des Körpers anzugehören.

Begriff des Typus.

Nur Teile solcher Organismen können homolog sein, welchen der gleiche Bauplan zugrunde liegt, d. h. konkret gesprochen, man wird Homologien nur zwischen Teilen solcher Organismen aufsuchen, an denen schon andere Teile, deren Ähnlichkeit sofort in die Augen springt, als homolog erkannt sind, in der Erwartung, daß dann auch die übrigen Teile von weniger sinnenfälliger Ähnlichkeit homolog sein werden. Diese Erwartung wird denn auch immer wieder bestätigt, und so bildet sich die Idee des Typus als einer Grundform, durch deren Wandlung die wirklich beobachteten Einzelformen entstehen. Dieser Typus ist nicht starr, sondern beweglich und anpassungsfähig, aber in allem Wechsel kehren doch immer die gleichen Teile in derselben Anordnung wieder. Die ganze Mannigfaltigkeit der Formen kommt durch Umwandlung dieser Teile zustande, durch Vergrößerung des einen und Verkleinerung des anderen, und durch Veränderung ihrer Gestalt. Bei aller Wandelbarkeit ist er durch ein Gesetz des inneren Gleichgewichts beschränkt, das er nicht überschreiten kann. „Der Bildungstrieb ist hier in einem zwar beschränkten, aber doch wohleingerichteten Reich zum Beherrscher gesetzt. Die Rubriken seines Etats, in welche sein Aufwand zu verteilen ist, sind ihm vorgeschrieben, was er auf jedes wenden will, steht ihm, bis auf einen gewissen Grad, frei. Will er der einen mehr zuwenden, so ist er nicht ganz gehindert, allein er ist genötigt, an einer anderen sogleich etwas fehlen zu lassen" (Goethe, W. A. II, 8, S. 16). So ist

der Typus recht ein kleines Bild der Welt, deren Energien sich wohl ineinander verwandeln, in ihrer Gesamtsumme aber weder vermehren noch vermindern können.

Typus, rein ideell gefaßt.

Diese Idee entzückte nicht nur den großen Künstler, den sie in der Natur den verwandten Geist ahnen ließ, sie beherrschte auch die anderen vergleichenden Anatomen jener Zeit. Man hat in ihr eine Vorstufe der später durch Darwin herrschend gewordenen Anschauungen erblickt. Das mag in gewissem Sinn richtig sein; doch darf man wohl auch einmal auf den einschneidenden Unterschied hinweisen, wie er gerade von den führenden Geistern jener Zeit empfunden wurde. Der Gedanke einer Abstammung der verschiedenen Tierformen voneinander lag nämlich keineswegs so außerhalb ihres Gesichtskreises, wie man vielfach glaubt; man ist überrascht, ihm immer wieder zu begegnen, ihn aber gerade von den scharfsinnigsten Forschern ausdrücklich abgelehnt zu finden. „Man lernte allmählich die verschiedenen Tierformen als auseinander entwickelt sich denken — und schien dann, von einigen Seiten wenigstens, vergessen zu wollen, daß diese Metamorphose nur eine Vorstellungsart sei ... Ein Fisch, der ans Land schwimmt, möchte dort gern spazierengehen, wozu er seine Flossen nicht gebrauchen kann. Sie verschrumpfen in der Breite aus Mangel an Übung und wachsen dagegen in die Länge. Das geht über auf Kinder und Enkel einige Jahrtausende hindurch. Da ist es dann kein Wunder, daß aus den Flossen zuletzt Füße werden." So schreibt C. E. v. Baer im Jahre 1828 (S. 200). Es fehlte also nicht etwa am letzten erlösenden Wort, vielmehr gingen die Gedanken der Zeit noch zu sehr in anderer Richtung, um es zu vernehmen. Der Typus war ihr eine Idee, in dem doppelten Sinn eines Bauplanes, welcher in der schaffenden Natur bei der Erzeugung der Organismen wirkt, und eines Gedankenbildes, mittels dessen der erkennende Geist nachschaffend den Wegen der Natur folgt. Das ist die Anschauung der ersten, der idealistischen Periode der Morphologie.

C. E. v. Baer.

Ich wüßte kein Beispiel, welches die Eigenart jener uns fremd gewordenen Anschauungsweise schärfer hervortreten ließe, als C. E. v. Baers Auffassung des Typus der Wirbeltiere und seiner Homologien.

C. E. v. Baer unterscheidet vier Typen, den strahligen, den gegliederten, den massigen und den der Wirbeltiere. Dabei ist der Wirbeltiertypus nichts eigentlich Neues, vielmehr ist er gleichsam aus den anderen, zum mindesten aus zweien von ihnen, zusammengesetzt (1828, S. 212). Seine „animalen" Teile folgen dem gegliederten Typus, welchem die Gliedertiere, z. B. die Insekten, angehören; die „plastischen" (wir würden sagen die „vegetativen") dagegen dem massigen Typus, nach dem die Mollusken, also z. B. die Schnecken, gebaut sind. Und nun homologisiert v. Baer ganz unbefangen die „animalen" Rückenmarksganglien der Wirbeltiere mit den Bauchganglien der Insekten, ein paar andere Ganglien der Wirbeltiere dagegen, die er dem „plastischen" Nervensystem zurechnet, werden den Nervenknoten der Mollusken gleichgesetzt (S. 234ff.). Dieses Verfahren ist vollständig berechtigt, wenn man den Begriff Typus und Homologie so rein ideell faßt, wie C. E. v. Baer und

seine ganze Zeit es tat. Ein vergleichender Anatom von heute dagegen wird es zunächst kaum verstehen, geschweige denn auf den Gedanken kommen, eine solche Homologie aufzustellen. So wie er die Begriffe Typus und Homologie auffaßt, könnte eine Verbindung zweier Typen in einem einzigen nur durch geschlechtliche Paarung zweier diesen Typen angehörigen Tiere zustande kommen, und jene Homologisierung würde für ihn nicht mehr und nicht weniger bedeuten als die Behauptung, daß die animalen Organe der Wirbeltiere auf ein Gliedertier, die vegetativen auf ein Mollusk als Vorfahren zurückgehen.

Diese Wandlung der Begriffe wurde bewirkt durch die Deszendenztheorie, welche durch Darwin zur Herrschaft gelangte.

Darwin.

Es ist oft darauf hingewiesen worden, daß der Darwinismus ein sehr zusammengesetztes theoretisches Gebilde ist, aus mehreren ineinander greifenden, aber doch voneinander unabhängigen Theorien besteht. Er hat durch jede seiner einzelnen Lehren die Morphologie aufs tiefste beeinflußt; hier interessiert uns diejenige seiner Seiten, welche sich mit dem Problem der systematischen Verwandtschaft der Organismen beschäftigt, die Abstammungslehre oder Deszendenztheorie. Sie besagt bekanntlich, daß die größere oder geringere Übereinstimmung im Körperbau der Organismen, wie die vergleichende Anatomie sie aufdeckt, ihren Grund in der Abstammung von gemeinsamen, also gleich gebauten Vorfahren hat, daß daher die nähere oder entferntere ideelle Verwandtschaft, welche ihren Ausdruck in der Stellung der Einzelformen im natürlichen System findet, auf näherer oder entfernterer Blutsverwandtschaft beruht. Dieser Auffassungsweise hat Darwin zu allgemeiner Anerkennung und damit zu breiter Wirkung auf die Wissenschaft verholfen; vorhanden war sie, wie wir wissen, schon vor ihm, am nachdrücklichsten vertreten durch Lamarck. Man ist deshalb neuerdings vielfach geneigt, das Verdienst Darwins in dieser Hinsicht nicht sonderlich hoch einzuschätzen; und die fast allgemeine, begeisterte Aufnahme, welche seine Lehre sofort nach ihrem Auftreten gefunden hat, könnte einen ja in der Tat etwas mißtrauisch machen, ob es bloß ihr Wahrheitsgehalt war, der ihr zu so raschem, vollständigem Siege verhalf. Aber auch ein C. E. v. Baer, der durch Lamarck nicht überzeugt worden war, konnte sich auf die Dauer den Gründen Darwins für gemeinsame Abstammung nicht verschließen. Er hatte selbst in dem oben berührten Zusammenhang (1828, S. 201) die historische Entwicklung der Formen auseinander als die einfachste Erklärungsweise bezeichnet und sie trotzdem abgelehnt. Es müssen also Hindernisse im Wege gestanden haben, die unüberwindlich schienen. Im Anschluß an die oben zitierte ironische Ableitung des Landtieres aus dem Wassertier heißt es weiter (S. 200): „Eine unvermeidliche Folge jener als Naturgesetz betrachteten Vorstellungsweise war die, daß eine früher herrschende, seitdem ziemlich allgemein als unbegründet betrachtete Ansicht von der einreihigen Stufenfolge der verschiedenen Thierformen allmählich wieder festen Fuß gewann ... Auch muß man gestehen, daß, wenn jenes Naturgesetz angenommen wurde, die Konsequenz ebenfalls die Aufnahme dieser Ansicht forderte.“ Diese Folgerung nun, die ihm unvermeidlich schien, mußte C. E. v. Baer, wie vor

ihm Cuvier (1812), auf Grund seiner eigenen Forschungen ablehnen, und so fiel für ihn auch die Voraussetzung.

Darwin zeigte nun, daß jede Tierform sich nicht nur nach einer, sondern nach mehreren Richtungen weiter entwickeln kann, in Anpassung an die verschiedensten Lebensverhältnisse, und daß infolge davon der Aufstieg zu immer größerer Vollkommenheit in dieser Anpassung nicht auf einer einzigen Stufenleiter stattfindet, sondern auf zahlreichen und immer zahlreicher werdenden. Die jetzt lebenden Tierformen lassen sich vergleichen den Knospen eines ungeheuren Baumes; von jeder führt nur ein einziger Weg zurück über Zweige und Äste zu Stamm und Wurzel. In dieser Linie hat die Entwicklung dieser Form stattgefunden; je länger sie mit derjenigen zusammenlief, in welcher eine andere Form aufstieg, um so näher sind die beiden Formen verwandt. Wie eine Anzahl von Knospen, die an einem Zweige sitzen, eine zusammengehörige Gruppe bilden, und wie mehrere solcher Gruppen an einem Aste stehen, so müssen auch die Organismen in ihrer natürlichen Anordnung zu Gruppen unter Gruppen zusammengefaßt werden können. Und gerade zu dieser Anordnung ist die vergleichende Anatomie im natürlichen System gelangt. So hat Darwin aus einem Hindernis eine Stütze seiner Lehre gemacht.

Historische Periode der vergleichenden Anatomie.

Damit beginnt die zweite, die historische Periode der Morphologie. Die vergleichenden Anatomen betrachteten es von da an bis auf den heutigen Tag als ihre Aufgabe, den Stammbaum der Tiere zu enthüllen. Sie arbeiteten dabei mit dem alten Begriff der Homologie weiter, aber ganz unvermerkt erhielt er einen neuen Sinn.

Genetische Fassung des Homologiebegriffs.

Etwas Ähnliches hatte sich schon früher einmal angebahnt. Die ursprüngliche Definition des Begriffs Homologie, wie sie zuletzt noch von Owen (1848, S. 7) gegeben wurde, war eine rein geometrische gewesen: homolog sind solche Teile eines Körpers, welche dieselbe relative Lage haben. Nun besteht aber zwischen der geometrischen und der morphologischen Vergleichung ein tiefer sachlicher Unterschied darin, daß es sich bei den mathematischen Figuren um unveränderliche Größen handelt, während die lebenden Formen in Wandlung begriffen sind, und der Vergleich sich daher auf mehr oder weniger rasch vorübergehende Zustände bezieht. Bei zwei ähnlichen Dreiecken z. B. kommt für den Vergleich die Entstehungsweise (etwa welche Seite zuerst gezeichnet worden ist) nicht in Betracht, weil ein unfertiges Dreieck überhaupt kein Dreieck ist; ein unfertiges Tier dagegen ist sehr wohl ein Tier, und es liegt daher die Frage auf der Hand, ob zwei Organismen, die im ausgebildeten Zustand vergleichbar sind, es auch in ihren einzelnen Entwicklungsstadien sind, oder, um es anders auszudrücken, ob von zwei homologen Körperteilen auch die Anlagen homolog sind, aus denen sie entstehen. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist diese Frage zu bejahen; es hat sich sogar gezeigt, daß die Homologisierung bei den Anlagen oft weiter durchzuführen ist als bei den entwickelten Teilen. Die Beobachtungen, welche zu dieser Antwort geführt haben, gehören zu den schönsten Entdekkungen der Entwicklungsgeschichte. Nur zwei Beispiele.

Zu den Wirbeltieren müssen ihrem ganzen Körperbau nach einige Tier-

formen gestellt werden, denen das namengebende Merkmal der Wirbeltiere, die Wirbelsäule, fehlt (z. B. das Lanzettfischchen, Amphioxus lanceolatus). An ihrer Stelle findet sich ein ungegliederter, elastischer Strang, die Rückensaite oder Chorda dorsalis. Dieser Unterschied, welcher die systematische Zusammengehörigkeit in Frage stellen könnte, ist aber nicht vorhanden, wenn wir die früheren Entwicklungsstadien vergleichen; denn da findet sich bei allen Wirbeltieren, selbst beim Menschen, eine Chorda dorsalis, und erst auf Grund und unter teilweiser Verdrängung dieses embryonalen Organes entwickelt sich dann die gegliederte knorpelige und knöcherne Wirbelsäule.

Die Fische folgen in allen Hauptzügen ihres Körperbaus dem Typus der Wirbeltiere, doch findet sich ein sehr tief gehender Unterschied. Ihre Schlundwand ist nämlich jederseits von mehreren Spalten, den Kiemenspalten, durchbrochen, deren trennende Wände, die Kiemenbögen, von knorpeligen oder knöchernen Skelettstücken gestützt und von Blutgefäßen durchzogen sind. Dieser aufs Wasserleben berechnete Atemapparat der Fische fehlt bekanntlich den luftatmenden höheren Wirbeltieren. Man kann sich denken, welchen Eindruck es machte, als Rathke im Jahre 1825 an Embryonen von Vögeln und Säugetieren und drei Jahre später auch an solchen des Menschen mehr oder weniger deutliche Kiemenspalten und Kiemengefäße nachwies; erst aus diesem fischähnlichen Zustand entwickeln sich durch Ausbildung und Rückbildung die Verhältnisse des fertigen Organismus.

So gibt es noch zahlreiche Fälle, und man könnte daraus den Erfahrungssatz ableiten, daß von homologen Organen auch die Anlagen homolog sind. Dieser Satz würde so lange allgemein gelten, bis eine Ausnahme nachgewiesen wäre. Aber schon früh ist man einen Schritt weiter gegangen und hat die gleichartige Entwicklung in die Definition des Begriffs Homologie aufgenommen. So sagt Geoffroy St. Hilaire in dem oben zitierten Zusammenhang: „les organes des sens sont homologues . . . c'est à dire qu'ils sont analogues dans leur mode de dévoloppement, s'il existe véritablement en eux un même principe de formation.“ Ein anderer vergleichender Anatom jener Zeit, Reichert, verwarf die Homodynamie zweier Schädelknochen, weil sie auf verschiedene Weise entstehen, der eine durch Verknöcherung von Knorpel, der andere direkt im Bindegewebe. Owen (1848, S.6) führt diese Ansichten an, um sie abzulehnen.

Damals, vor Darwin, war es die beobachtete Entwicklung des Einzelwesens, welche auf eine Umgestaltung des Homologiebegriffs hindrängte; jetzt, nach Darwin, wirkte die erschlossene Entwicklung des Stammes in derselben Richtung. Darwin selbst definiert homolog noch als „ideell gleich“ (E. d. A. S. 209). Haeckel, welcher den Begriff erst rein morphologisch gefaßt hatte, fügt gleich darauf hinzu (1866, I, S. 314), „daß wahre Homologie nur stattfinden kann zwischen zwei Teilen, welche aus der gleichen ursprünglichen Anlage entstanden sind und sich erst im Lauf der Zeit durch Differenzierung voneinander entfernt haben“. Dieses „nur stattfinden kann“ verrät, daß hier unvermerkt die Definition des Begriffs sich geändert hat; ganz klar wird die

Haeckel.

Wandlung, wenn Haeckel später sagt (1866, II, S. 411), „bei Verwertung der anatomischen Ähnlichkeiten ... kommt zuletzt immer alles auf die Entscheidung an, ob die letzten Übereinstimmungen in der Struktur als Homologien (durch gemeinsame Abstammung erhalten) oder als Analogien (durch gleichartige Anpassung erworben) aufzufassen sind. Gerade diese wichtige Entscheidung ist aber oft äußerst schwierig". Genau so definiert Gegenbaur (1878, S. 67) specielle Homologie als „das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus derselben Anlage hervorgegangen sind". „Das Aufsuchen der speciellen Homologien erfordert genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen."

Gegenbaur.

Solche Wandlungen in der Fassung von Begriffen hat auch in anderen Wissenschaften die Entwicklung mit sich gebracht; wenn man sich ihrer bewußt wird, so ist an sich nichts gegen sie einzuwenden. Inwieweit die logisch scharf zu unterscheidenden Begriffe sich sachlich decken, ob also alle nach alter Definition homologen Organe auf gemeinsame Anlage zurückgehen, und ob alle genetisch zusammenhängenden Organe auch im alten geometrischen Sinn homolog sind, wäre noch zu prüfen; jedenfalls beherrscht diese Ansicht seither die vergleichende Anatomie und ihre Methode. Schon früher war Voraussetzung für das Vergleichen zweier Formen ihre „Vergleichbarkeit" gewesen, d. h. ihre Zugehörigkeit zu demselben Typus. Da nun dieser Typus selbst nur durch Vergleichung festzustellen ist, so bestand schon damals die Arbeit des vergleichenden Anatomen in einem beständigen Bilden vorläufiger Annahmen und einem Probieren, wie weit man mit ihnen kommt. Jetzt heißt Vergleichbarkeit soviel wie Gemeinsamkeit der Abstammung seit dem Auftreten des zu vergleichenden Organs; das wichtigste Mittel, diese Abstammung festzustellen, ist aber eben der Vergleich der Formen, vor allem auch der ausgestorbenen, fossil erhaltenen. Die vergleichende Anatomie wird also immer einen hypothetischen Charakter tragen; darin liegt ihre Grenze, aber auch ihre Fruchtbarkeit für andere Wissensgebiete. Sie gleicht einem Manne, der sein Haus ziemlich stark mit Hypotheken belastet hat; man wird ihm deshalb nicht den Kredit entziehen, aber man wird, ehe man mit ihm in geschäftlichen Verkehr tritt, jedesmal nach den Sicherheiten fragen. Für die vergleichende Anatomie aber erscheint es als eine wichtige Aufgabe, wichtiger als die Ausfüllung einiger Lücken, als die Feststellung einiger neuer Homologien, einmal die Kriterien, nach denen Homologien bestimmt werden, zusammenzustellen und kritisch durchzuarbeiten. Ohne das hier zu versuchen, will ich nur an einigen Beispielen zeigen, wie es gemeint ist.

Was das konstituierende Merkmal des alten Begriffs „Homologie" war, die relativ gleiche Lage in zwei nach gleichem Plan gebauten Organismen, das ist jetzt zum hauptsächlichsten Kriterium, zum wichtigsten Wahrscheinlichkeitsgrund dafür geworden, daß Homologie im neuen Sinn vorliegt, daß die verglichenen Organe auf denselben Ausgangspunkt zurückgehen. So gelten der Arm des Menschen und der Flügel des Vogels für homolog im neuen Sinn, weil sie es im alten waren; d. h. sie werden deshalb für das abgeänderte Erbteil von

einem gemeinsamen Vorfahren gehalten, weil sie dieselbe relative Lage im Körper dieser beiden Organismen haben, deren übrige Organe man auch homologisieren kann.

Das gilt nun aber nicht allgemein; der oben zitierte Satz von Geoffroy St. Hilaire, daß ein Organ eher verändert, verkümmert, vernichtet als verlagert wird, ist durch die spätere Forschung nicht durchaus bestätigt worden. So können Muskeln „wandern“, indem sie neue Ursprungs- und Ansatzstellen gewinnen. In einer Hinsicht bewährt sich aber auch in diesem Fall das „Prinzip der Verbindungen“ des eben genannten Autors, indem die verlagerten Muskeln meist in Verbindung mit ihrem ursprünglichen Nerv bleiben. Deshalb ist die Innervation eines Muskels das wichtigste Kriterium zur Feststellung seiner Homologie. Aber auch kein ausnahmslos gültiges; Muskeln können auch von den Nerven versorgt werden, in deren Gebiet sie durch ihre Wanderung gelangt sind. Wie das möglich ist, haben neuere Experimente verständlicher gemacht.

Eine solche Wanderung, auch von anderen Organen, kann während der individuellen Entwicklung stattfinden, und ohne weiteres nachweisbar sein, wenn die Anlagen schon gut unterscheidbar sind; sonst eventuell mit Hilfe des Experiments. Das embryonale Stadium vor Eintritt der Wanderung steht also dann dem Typus näher, und wenn dieser, wie die Deszendenztheorie lehrt, das von dem gemeinsamen Vorfahren Ererbte ist, so läßt sich aus der Beschaffenheit der Jugendform die des Vorfahren erschließen. So kann also die Entwicklungsgeschichte Kriterien liefern für die Homologie von Teilen, deren Lagerung im erwachsenen Zustande die Homologisierung erschweren würde.

Aber das ist nur ein besonderer Fall einer viel allgemeineren Erscheinung, für die wir schon zwei weitere Beispiele kennen gelernt haben. Bei sämtlichen, auch den höchsten Wirbeltieren, finden sich im Embryonalzustand eine Chorda dorsalis und Kiemenspalten, Organe, welche nur bei den niedrigsten Wirbeltieren im erwachsenen Zustand erhalten bleiben. Wenn sich das auf sämtliche Organe ausdehnen ließe, so müßte also der Embryo des höheren Tieres der erwachsenen Form des niederen Tieres ähnlich sein.

Schon im Jahre 1811 hat J. F. Meckel eine Abhandlung verfaßt mit dem bezeichnenden Titel: „Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niederen stattfindenden Parallele“. Was dieser Titel ausspricht, wird von demselben Autor wenige Jahre später in die Worte gefaßt: „die Entwicklungsstufen des Menschen von seinem ersten Entstehen an bis zur erlangten Vollkommenheit entsprechen bleibenden Bildungen in der Thierreihe“ (1815, S. 51).

Daß diese höchst merkwürdigen Beziehungen durch die Annahme gemeinsamer Abstammung erklärlicher werden, erkannte schon Darwin (E. d. A. S. 534); das Hauptverdienst, den Gedanken zu Ende gedacht und scharf ausgedrückt zu haben, gebührt aber Fritz Müller. „Die Veränderungen,“ so lesen wir in seiner Schrift „Für Darwin“ (im Jahre 1864, fünf Jahre nach der „Entstehung der Arten“, erschienen), „die Veränderungen, durch welche sich Junge von ihren Erzeugern entfernen, und deren allmähliche Häufung die Ent-

Fritz Müller.

stehung neuer Arten, Gattungen, Familien veranlaßt, können in früherem oder späterem Lebensalter auftreten, in der Jugend oder zur Zeit der Geschlechtsreife ... Die Nachkommen gelangen also zu einem neuen Ziele, entweder indem sie schon auf dem Wege zur elterlichen Form früher oder später abirren, oder indem sie diesen Weg zwar unbeirrt durchlaufen, aber dann statt stille zu stehen noch weiter schreiten ... Im ersteren Fall wird die Entwicklungsgeschichte der Nachkommen mit der ihrer Vorfahren nur bis zu dem Punkte zusammenfallen können, an dem ihre Wege sich schieden, über deren Bau im erwachsenen Zustande wird sie nichts lehren. Im zweiten Falle wird die ganze Entwicklung der Vorfahren auch von den Nachkommen durchlaufen und, soweit daher die Entstehung der Art auf dieser zweiten Weise des Fortschreitens beruht, wird die geschichtliche Entwicklung der Art sich abspiegeln in deren Entwicklungsgeschichte. — In der kurzen Frist weniger Wochen oder Monde führen die wechselnden Formen der Embryonen und Larven ein mehr oder minder vollständiges, mehr oder minder treues Bild der Wandlungen an uns vorüber, durch welche die Art im Laufe ungezählter Jahrtausende zu ihrem gegenwärtigen Stande sich emporgerungen hat."

Fritz Müllers Ansicht unterscheidet sich also nicht unwesentlich von derjenigen Meckels. Der individuelle Entwicklungsweg irgend eines Tieres enthält im einfachsten, sicher nie verwirklichten Fall die Entwicklungswege aller seiner Vorfahren und damit auch deren erwachsene Zustände. Wenn uns diese letzteren fossil erhalten wären, so müßte sich aus ihnen die Entwicklung des letzten Nachkommen zusammensetzen lassen. „Bleibenden Bildungen in der Thierreihe" aber, wie Meckel meint, könnten sie nur insoweit entsprechen, als von jenen Vorfahren außer den abgeänderten auch mehr oder weniger unveränderte Nachkommen bis auf den heutigen Tag erhalten wären.

Diese eine Tendenz des Organismus, immer auf demselben Wege ans Ziel der Vorfahren und vielleicht noch darüber hinaus zu gelangen, wird nun von zwei anderen Tendenzen durchkreuzt, wie auch schon Fritz Müller erkannte. „Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde", fährt er fort (S. 77), „wird allmählich verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf ums Dasein, den die frei lebenden Larven zu bestehen haben." Für beides, für die Abkürzung des Weges durch Ausfall von Entwicklungsstadien und für seine Verlängerung durch Ausbildung von sog. Larvencharakteren, können die embryonalen Atmungsorgane der höheren Wirbeltiere als Beispiel dienen.

Der junge Embryo eines Vogels besitzt drei Atmungsorgane: Kiemenspalten und -bögen mit den zugehörigen Gefäßen, nicht mehr in Funktion, ein Erbteil aus der Zeit des Wasserlebens; Lungen, als Ausstülpung des Vorderdarms angelegt, noch nicht in Funktion; und die weit aus der Leibeshöhle herausgewachsene Harnblase oder Allantois, die, mit Blutgefäßen reich versorgt, sich innen auf der Schale ausbreitet und durch sie hindurch den Gasaustausch besorgt. Dem Kiemenapparat fehlt zur Funktion der wesentlichste

Bestandteil, die Kiemenblättchen, die, von feinsten Blutgefäßen durchzogen, an ihrer durchlässigen großen Oberfläche einen ausgiebigen Gasaustausch ermöglichen. Sie sind bei den näheren oder entfernteren Vorfahren im erwachsenen Zustande sicher vorhanden gewesen, wie sie sich noch bei den Fischen finden; ihre Bildung wird nicht mehr wiederholt, der Entwicklungsgang ist abgekürzt. Die Allantois hingegen ist in ihrer jetzigen Ausdehnung ein embryonales Organ; als Atemorgan kann sie nur bei einem Embryo funktionieren, wo sie ausgebreitet der Innenfläche einer Eischale anliegt; und als Harnblase hat sie sicher nie einem Tier weit aus dem Leibe heraus gehangen. Hier ist also der Entwicklungsgang durch Einschiebung eines Larvenorgans, welches sich später wieder zurückbildet, verlängert.

Jene bedeutungsvollen Sätze Fritz Müllers gehen gewöhnlich unter dem Namen Haeckels; doch ist von diesem eigentlich nur eine knappe Formulierung neu hinzugekommen. Haeckel (1866) nannte die direkt festzustellende individuelle Entwicklung eines Organismus seine Ontogenesis oder Ontogenie (I, S. 55), die indirekt zu erschließende Entwicklung der Vorfahrenreihe im Lauf der Generationen seine Phylogenesis oder Phylogenie (I, S. 57), und er formulierte die soeben dargelegten Zusammenhänge in folgenden Sätzen (II, S. 300): „Die Ontogenesis oder die Entwicklung der organischen Individuen als die Reihe von Formveränderungen, welche jeder individuelle Organismus während der gesamten Zeit seiner individuellen Existenz durchläuft, ist unmittelbar bedingt durch die Phylogenesis oder die Entwicklung des organischen Stammes (Phylon), zu welchem derselbe gehört. Die Ontogenesis ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenesis, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung). Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben." Diese Sätze nebst den von Fritz Müller fast wörtlich übernommenen Einschränkungen bezeichnete Haeckel später (1872, S. 471) als „biogenetisches Grundgesetz", und als solches sind sie allgemein bekannt; Fritz Müllers Name ist in weiteren Kreisen vergessen.

Soweit die Entwicklung des Einzelwesens die des Stammes wiederholt, wird sie von Haeckel (1875, S. 61ff.) als palingenetisch, als Palingenie bezeichnet, soweit sie abgekürzt oder sonst abgeändert ist, als cenogenetisch, als Cenogenie. Palingenetisch wäre also an der Entwicklung der Kopfregion der höheren Wirbeltiere die Bildung von Kiemenspalten, Kiemenbögen, Kiemengefäßen; cenogenetisch der Mangel von Kiemenblättchen.

Einwände gegen das biogenetische Grundgesetz. C. E. v. Baer.

Der durch die Sätze von Meckel, Fritz Müller, Haeckel bezeichnete Komplex von Tatsachen ist von Anfang an auch anders gedeutet worden. In seiner Entwicklungsgeschichte des Hühnchens stellte C. E. v. Baer die Thesen auf (1828, S. 224): „Das Gemeinsame einer größeren Thiergruppe bildet sich früher im Embryo als das Besondere. Aus dem Allgemeinsten der Form-

verhältnisse bildet sich das weniger Allgemeine und so fort, bis endlich das Speciellste auftritt. Jeder Embryo einer höheren Thierform, anstatt die anderen bestimmten Thierformen zu durchlaufen, scheidet sich vielmehr von ihnen. Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Thierform einer anderen Thierform gleich, sondern nur seinem (ihrem) Embryo." Diese Sätze C. E. v. Baers, in bewußtem Gegensatz zu dem oben angeführten Meckels ausgesprochen, treffen auch nur diesen, nicht aber das biogenetische Grundgesetz in der Fassung Fritz Müllers und Haeckels. Sehr klar wird das durch v. Baers eigene Worte erläutert, mit denen er fortfährt (S. 225): „Die Entwicklung des Embryos ist in bezug auf den Typus der Organisation so, als ob er das Thierreich nach der von französischen Systematikern sogenannten Méthode analytique durchginge, immer sich von den verwandten scheidend, zugleich aber von der niederen Stufe innerer Ausbildung zur höheren fortschreitend." Stellt man diesen hübschen Vergleich graphisch dar, so bekommt man die Form eines Stammbaums, dieselbe, welche nach der Abstammungslehre zu erwarten ist.

O. Hertwig.

In neuester Zeit hat O. Hertwig (1898, 1906, 1910) sich in einen gewissen Gegensatz zum biogenetischen Grundgesetz gestellt, und zwar von verschiedenen Gesichtspunkten aus, von denen uns hier zunächst nur der folgende angeht. Wenn dieses Gesetz besagt, ein Organismus durchlaufe bei seiner Entwicklung die erwachsenen Zustände seiner Vorfahren, so kann sich das, ganz abgesehen von den cenogenetischen Einschränkungen, natürlich nur auf das aktuell, nicht auch auf das virtuell Vorhandene beziehen. Wenn also der Embryo eines Vogels in frühem Entwicklungsstadium Spalten, Bögen und Blutgefäße eines Kiemenapparats besitzt, und man sagt dann, damit durchlaufe er den erwachsenen Zustand des im Wasser atmenden Vorfahren, so sind dabei, ganz abgesehen vom Fehlen der Kiemenblättchen, doch nur die sichtbaren, in diesem Falle sogar nur die gröberen Formverhältnisse gemeint, nicht aber die latenten Anlagen, die beim höheren Tier sich entfaltend weiterdrängen zu den Zuständen, welche das Wassertier weit hinter sich lassen. Dasselbe gilt natürlich für alle übrigen Entwicklungsstadien. Daher kann der Satz, „die Ontogenie ist eine Wiederholung der Phylogenie", im strengsten Sinne nicht richtig sein, weil „das Endglied einer Entwicklungsreihe schon im ersten Gliede derselben mitbedingt, und zwar mechanisch bedingt ist" (Keibel 1893, S. 4). Diesen Gedanken führt nun O. Hertwig mit der ihm eigenen Klarheit im einzelnen aus.

Keibel.

So wichtig diese Überlegung für die kausale Auffassung der Vorgänge ist, so scheint sie mir für die vergleichende Anatomie belanglos zu sein; denn für diese kommen nicht die unsichtbaren virtuellen Anlagen in Betracht, welche irgendein Entwicklungsstadium mit sich führt, sondern nur deren sichtbare, aktuelle Ausgestaltungen, und die Frage ist für sie nur, wieviel sich aus diesen auf die erwachsenen Formen der Vorfahren schließen läßt.

Darauf kann man nun kurz sagen: Wenn die Entwicklung rein palingenetisch verläuft, alles; wenn sie rein cenogenetisch verläuft, wenig oder nichts. Und welche Anhaltspunkte haben wir im einzelnen Fall, um den Anteil von Palingenese und Cenogenese an der Entwicklung festzustellen? Zunächst die

Übereinstimmung mit vergleichend-anatomisch gewonnenen Tatsachen und Schlüssen, dann Erwägungen nicht morphologischer, sondern physiologischer Natur, endlich in neuester Zeit das Experiment. Stimmt ein Entwicklungsgang mit dem überein, was vergleichend-anatomisch zu erwarten war, so bildet er eine willkommene Bestätigung; weicht er davon ab, so war er cenogenetisch verändert. Anders hat, soviel ich sehe, der umsichtigste Morphologe der nachdarwinischen Zeit, Gegenbaur, nie geschlossen. Und ebenso führen die physiologischen Erwägungen, jedenfalls in der Regel, zu einem ganz sicheren Schluß nur in negativem Sinn; Palingenese läßt sich — jedenfalls in den meisten Fällen — nur ausschließen, nicht beweisen. Daß der Dottergehalt eines Hühnereies cenogenetisch ist, ebenso alles, was bei der Weiterentwicklung daraus folgt, das läßt sich mit Sicherheit sagen, weil diese Entwicklungsstadien als selbständige Tiere unmöglich lebensfähig waren. Dagegen könnten wir, wie O. Hertwig mit Recht bemerkt, selbst den Kiemenapparat eines höheren Wirbeltierembryos aus der Entwicklung allein nicht als palingenetisch, als rudimentären Atemapparat der Vorfahren erkennen, wenn wir nie einen Fisch gesehen hätten, bei dem er ausgebildet ist. Wir können fast immer nur sagen: solch ein Tier kann nicht gelebt haben, solch ein Tier kann gelebt haben; nicht aber: solch ein Tier muß gelebt haben. Unter diesen Umständen ist es besonders erfreulich, daß in neuester Zeit Versuche gemacht wurden, den Umfang cenogenetischer Abweichungen mittels des Experiments festzustellen und dadurch womöglich den ursprünglichen Entwicklungsgang zu rekonstruieren.

Es handelt sich um diejenige Art von Cenogenese, welche Haeckel als Heterotopie bezeichnete, um Fälle also, wo recht eigentlich das Fundament der Homologie, die relative Lagerung der Organe und damit ihre Verbindung untereinander, betroffen erscheint. Von R. G. Harrison (1903) stammt das erste derartige Experiment, welches aber wesentlich mit entwicklungsphysiologischer Fragestellung ausgeführt wurde. Unabhängig von Harrison und von rein morphologischen Gesichtspunkten ausgehend hat H. Braus diese Arbeit systematisch in Angriff genommen. Wegen seiner leichten Verständlichkeit mag Harrisons Experiment zur Erläuterung dienen; es betrifft die Entwicklung der Seitenlinie bei Amphibienembryonen.

R. G. Harrison und H. Braus.

Die Fische und die im Wasser lebenden Larven der Amphibien haben in der Haut eigentümliche, in Reihen angeordnete Sinnesorgane; mehrere solcher Reihen finden sich am Kopf, in der Umgebung des Auges und am Unterkiefer; eine Reihe zieht an der Seite des Körpers bis zum Schwanz, die sog. Seitenlinie. Diese Sinnesorgane sind in vieler Beziehung merkwürdig; morphologisch vor allem dadurch, daß sie bis an den Schwanz hin von einem Kopfnerven versorgt werden, dem Ramus lateralis des Nervus vagus. Da wir annehmen müssen, daß jeder Nerv anfänglich nur die Organe versorgte, die in der Höhe seines Ursprungs von Hirn und Rückenmark liegen, so muß hier eine Wanderung stattgefunden haben, jedenfalls des Nerven, wahrscheinlich auch der mit ihm verbundenen Sinnesorgane. So zeigt denn auch die direkte Be-

obachtung der Entwicklung die erste Anlage von Nerv und Sinnesorgan auf den Bereich des Kopfes beschränkt, und erst mit dem Älterwerden des Embryos sich immer weiter nach hinten ausdehnend. Das kann auf einer wirklichen Verschiebung der Zellen nach hinten beruhen, braucht es aber nicht. Dasselbe Bild würde auch zustande kommen, wenn die Anlage in ganzer Länge an Ort und Stelle entstände, und nur von vorn nach hinten fortschreitend erkennbar würde. Die Entscheidung führte Harrisons (1903) Experiment herbei, bei welchem nach der Bornschen Methode zwei halbe Embryonen verschieden gefärbter Froscharten zur Verwachsung gebracht wurden, die vordere dunkel pigmentierte Hälfte mit der Anlage der Seitenlinie, und die hintere helle Hälfte, bei welcher diese Anlage noch nicht nachweisbar war. Es ließ sich nun deutlich beobachten, wie vom vorderen Stück aus die dunkle Seitenlinie in das helle hintere Stück einwuchs. Ihr Material stammt also in ganzer Länge aus der Körperregion, zu welcher es seiner Innervation nach gehört. Die Cenogenese ist hier durch das Experiment in ihrem genauen Umfang festgestellt und dadurch das Palingenetische des Entwicklungsvorganges rekonstruiert.

H. Braus (1906) hat ein ausführliches Programm dieser Forschungsrichtung aufgestellt und die experimentelle Arbeit systematisch in Angriff genommen.

Die vergleichende Anatomie, um das letzte kurz zusammenzufassen, untersucht und vergleicht zunächst die erwachsenen Formen und ordnet sie in Reihen. Unter der Voraussetzung, daß die Übereinstimmung im Bau auf Vererbung von gemeinsamen Vorfahren beruht, und daß die einfacheren Formen sich weniger weit von der Urform entfernt haben, werden die Formenreihen ein annäherndes Bild der Phylogenie, der Stammesentwicklung geben. Außerdem aber benützt die vergleichende Anatomie die unter dem Namen des biogenetischen Grundgesetzes zusammengefaßten Tatsachen. Wäre die Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie eine vollständige, so brauchte man bei jeder organischen Form nur ihre Entwicklung zu studieren, gewissermaßen ihre Personalakten durchzublättern, um zu gleicher Zeit auch über die Geschichte ihrer Vorfahren Aufschluß zu erhalten. Da die Ontogenie aber nicht in dieser Weise palingenetisch verläuft, sondern vielfach abgeändert ist, so wird sie für die Feststellung der Phylogenie erst brauchbar, wenn dieser cenogenetische Anteil umgrenzt und ausgeschieden worden ist. Sichere Kriterien gibt es nur für Cenogenie; das einleuchtendste von diesen ist die Unfähigkeit irgendeines Embryonalstadiums zu selbständigem Leben. Wie weit dagegen der Geltungsbereich der Palingenie sich erstreckt, darüber gehen in den Fällen, wo die Entwicklung mehr oder gar anderes zeigt, als vergleichend-anatomisch erschlossen worden ist, die Meinungen sehr auseinander, und mit der objektiven Unsicherheit auf diesem Gebiet wächst die Kraft der subjektiven Überzeugung und damit die Heftigkeit der wissenschaftlichen Fehden. Hier sollte eine kritische Durcharbeitung der aufgesammelten Hypothesen einsetzen. Man würde erstaunen, wie zahlreich sie sind, und wie verschiedenartig. Ganz abgesehen von philo-

sophischen Anschauungen, welche die Auffassungsweise der Tatsachen bestimmen und nicht, wie man wohl glaubt, selbst aus ihnen folgen, sind es nicht nur morphologische Grundsätze, die sich aus der Praxis der Vergleichung allmählich herausgebildet haben und ihren Berechtigungsnachweis in ihrer Fruchtbarkeit tragen, sondern auch Erwägungen physiologischer, Voraussetzungen entwicklungsphysiologischer Natur. So die schon erwähnte Überlegung, ob irgendein Entwicklungsstadium auch als freilebende Form existenzfähig wäre, zur Entscheidung der Frage, ob der betreffende Zustand als palingenetisch aufgefaßt werden kann. Diese physiologischen Bestandteile, die ihr eigentlich fremd sind, hat die Morphologie aufgenommen, als sie aus einer formalen zu einer historischen Wissenschaft wurde; sie bieten jetzt die Angriffspunkte für die Kritik, aber auch für die Weiterbildung.

W. Roux.

W. Roux hat wohl als erster darauf hingewiesen, welche Förderung die vergleichend-historische und die analytisch-kausale Morphologie voneinander haben könnten, und hat an Beispielen ausgeführt, „daß die Grundannahmen, von denen die vergleichend-anatomischen Untersuchungen auszugehen pflegen, in ihrem Wesen auf, ihren Autoren vermutlich unbewußten, entwicklungsmechanischen Voraussetzungen beruhen" (1892, S. 425).

Kausal-analytische Periode der vergleichenden Anatomie.

So sehen wir, daß eine neue, die kausal-analytische Periode der vergleichenden Anatomie sich vorbereitet. In ihren Anfängen reicht sie weit zurück, wie ja auch die historische Auffassung schon während der idealistischen Periode da und dort aufleuchtet, ohne doch das ganze Gebiet der Wissenschaft dauernd zu erhellen. Wie es damals der Darwinschen Theorie bedurfte, um der neuen Auffassungsweise zum Durchbruch zu verhelfen, so ist es jetzt die von W. Roux in Fluß gebrachte entwicklungsmechanische Forschung, welche anfängt, auf das Gebiet der Morphologie überzugreifen. Kausale Betrachtungsweise hat auch schon den Kern der Morphologie, den Homologiebegriff, erfaßt und auflösend und umbildend auf ihn eingewirkt.

Es läßt sich das vielleicht am besten von einigen Experimenten ableiten, die am Wirbeltierauge ausgeführt wurden. Dieses höchst komplizierte Organ entsteht bekanntlich durch Zusammenfügung von Anlagen, die von verschiedenen Mutterböden aus gebildet werden. Die nervösen Teile des Auges, der Sehnerv und die Netzhaut, ebenso das Pigmentepithel, entstehen von der frühen Anlage des Gehirns aus. Von dieser, einem fast ungegliederten Rohre, wächst jederseits eine blind geschlossene Ausstülpung gegen die Haut vor, die primäre Augenblase; sie bleibt durch einen sich verdünnenden Stiel, den Augenstiel, mit der Hirnanlage in Verbindung. Die primäre Augenblase stülpt sich dann von außen her zum doppelwandigen Augenbecher ein; aus dessen äußerer Schicht wird das Pigmentepithel, aus der inneren die Netzhaut; der Sehnerv entsteht im Anschluß an den Augenstiel. In gleichem Maße, wie die primäre Augenblase sich zum Augenbecher einfaltet, folgt die Haut an der Berührungsstelle; dann schnürt sie sich als Linsenbläschen ab und bildet sich zur Linse um. So kommt diese in die Öffnung des Augenbechers, die Pupille, zu liegen. — Wenn man nun bei einem Wassersalamander einen Teil des Auges mit der

Linse (Colucci, 1891) oder besser noch die Linse allein (G. Wolff, 1894, 1895) entfernt, was sich mit neueren Methoden sehr schonend ausführen läßt, so wird sie regeneriert; nun aber nicht von der den Augenbecher bedeckenden Haut, der Hornhaut, aus, sondern vom oberen Rand der Iris, also aus ganz anderem Material als die normale Linse. Trotzdem ist die Regeneration so vollkommen, daß die neue Linse nicht von der alten zu unterscheiden ist; niemand, der ihre Entwicklung nicht kennte, würde einen Augenblick zaudern, die beiden Linsen für völlig homolog zu erklären. Und doch dürfen wir es nach der Definition der historischen Morphologie nicht tun, denn beide Gebilde gehen nicht auf dieselbe Anlage zurück. Wenn man ferner bei jungen Embryonen verschiedener ungeschwänzter Amphibien über der primären Augenblase die Epidermis, welche normalerweise die Linse bilden würde, ablöst und durch andere näher oder ferner davon gelegene Haut ersetzt, so entsteht auch aus dieser eine Linse (Lewis, 1904; Spemann, 1908, 1912b); aber auch sie dürfte nicht als Homologon der normalen Linse bezeichnet werden, da sie nicht aus einer homologen Anlage entsteht. Wohl aber entsteht sie aus einer Anlage mit gleichen Potenzen und unter demselben Einfluß, nämlich dem des Augenbechers; dasselbe gilt vielleicht auch für die Wolffsche Linsenregeneration (Spemann, 1905).

Ray Lankester. Homogenie, Homoplasie.

Ray Lankester (1870) hat schon vor vielen Jahren vorgeschlagen, den alten Begriff der Homologie aufzulösen und durch die beiden neuen Begriffe der Homogenie und der Homoplasie zu ersetzen. „Homogenetisch" wären dann solche Gebilde, „welche genetisch verwandt sind, indem sie durch eine einzelne Anlage in einem gemeinsamen Vorfahren vertreten werden (which are genetically related, in so far as they have a single representative in a common ancestor, S. 37)". „Homoplastische" Gebilde dagegen entstehen, „wenn dieselben Kräfte auf Teile zweier Organismen einwirken, welche genau oder annähernd gleich und manchmal homogenetisch sind" (S. 39). Die regenerierte Linse unseres Beispiels wäre also nicht homogenetisch, wohl aber homoplastisch mit der normalen Linse. Ray Lankester hält es für wahrscheinlich, daß morphologische Gleichheit in vielen Fällen, wo sie als Homologie bezeichnet wird, auf Homoplasie beruht.

Monophyletische und polyphyletische Entstehung.

Haeckel stand ursprünglich dieser Auffassung nicht fern. Er hielt es (1866, II, S. 411) für wahrscheinlich, daß viele Stämme einzelliger Organismen unabhängig voneinander entstanden seien, und daß auch die Stämme der mehrzelligen Tiere sich so aus selbständigen Wurzeln entwickelt haben. Das würde aber heißen, daß alle geweblichen Übereinstimmungen zwischen ihnen Homoplasien sind, daß sich also etwa das Flimmerepithel, die Verdauungsdrüsen mit ihren Sekreten, die Muskel- und Nervenzellen in den einzelnen Tiergruppen immer wieder selbständig aus dem indifferenten Protoplasma der einzelligen Stammformen herausgebildet haben. Aber schon in der generellen Morphologie, wo diese „polyphyletische" Entstehung der Organismenwelt bevorzugt wurde, spricht Haeckel von einer Wandlung seiner Ansichten; und in der ganzen Folgezeit herrscht in der vergleichenden Anatomie das Bestreben, wo irgend möglich die „monophyletische" Entstehung anzunehmen, also alle

Tiere auf ein Urtier als Vorfahren zurückzuführen, alle Wirbeltiere auf ein Urwirbeltier, alle Säugetiere auf ein Ursäugetier, alle Menschenrassen auf einen Urmenschen. Ein Hauptmotiv hierfür ist wohl in der Selektionstheorie zu suchen, nach welcher die Zweckmäßigkeit neuer Abänderungen nicht mit dem Bedürfnis, das sie befriedigen, zusammenhängt, sondern in Hinsicht auf dieses Bedürfnis rein zufällig ist. Da hierbei an die Gunst des Zufalls oft recht hohe Anforderungen gestellt werden müssen, so hegt man eine begreifliche Scheu, ihn mehr als einmal zu bemühen.

C. v. Nägeli.

Daraus erklärt es sich zum Teil, daß gerade ein Forscher wie C. v. Nägeli, welcher die Selektionstheorie ablehnt und die phylogenetische Entwicklung auf innere Ursachen und direkte Anpassung an äußere Verhältnisse zurückführt, die polyphyletische Entstehung in weitgehendem Maße zuläßt. Nicht nur für die großen Stämme nimmt er einen gesonderten Ursprung an, auch für die kleineren Tiergruppen hält er ihn nicht für unmöglich. „Wie viele verwandte Arten und Gattungen demselben Stamme angehören, läßt sich nie mit Sicherheit bestimmen. Wir sind geneigt, einförmige Familien, wie die Cruciferen, die Gramineen usw. als Abkömmlinge eines einzigen Stammanfanges zu betrachten; und wir können dafür wohl eine große Wahrscheinlichkeit, aber keine absolute Gewißheit in Anspruch nehmen. Es ist ferner ganz gut möglich, daß mehrere oder viele Pflanzenfamilien von einem Punkte ausgegangen und somit phylogenetisch verwandt sind; aber es ist ebensogut denkbar, daß jede derselben einen besonderen Ursprung hat, daß die Gräser und Halbgräser, der Apfelbaum und der Kirschbaum, der Haselnußstrauch und der Eichbaum, ebenso im Tierreiche der Fisch und das Amphibium, der Affe und der Mensch in keinem genetischen Zusammenhang stehen und ihre besonderen Abstammungslinien besitzen. Das schließt nicht aus, daß ihre Ahnen einander noch ähnlicher waren, als sie selbst es sind; es ist dies sogar gewiß, da die Abstammungslinien nicht anders als divergierend gedacht werden können. Wir dürfen auch immerhin sagen, die Phanerogamen stammen von Gefäßkryptogamen, diese von Lebermoosen, der Mensch vom Affen usw. ab; aber diese Redensart ist nur bildlich zu verstehen, insofern die Ahnen der jetzigen Organismen, wenn wir sie etwa aus paläontologischen Überresten kennten, allerdings in die Gruppe der Gefäßkryptogamen, Lebermoose, Affen zu stellen wären; denn die systematische Verwandtschaft setzt keineswegs die genetische voraus" (1884, S. 468).

Abnehmende Wertschätzung der Selektionstheorie wirkt zusammen mit Ergebnissen der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie, um solche Anschauungen auch in den Kreisen der Zoologen mehr in den Vordergrund treten zu lassen. Immer zahlreicher werden die Fälle, in welchen die vergleichenden Anatomen zum mindesten zweifelhaft sind, ob zwei Organe, die man als homolog ansah, „durch gemeinsame Abstammung erhalten", nicht vielmehr analog, „durch gleichartige Anpassung erworben" sind; immer zahlreicher werden die Tiergruppen, bei denen eine tiefer eindringende Forschung den polyphyletischen Ursprung nachweist (vgl. Abel, 1912, S. 618ff.).

In der Tat läßt sich, wenn man genauer hinsieht, vielleicht in den wenig-

sten Fällen mit Sicherheit feststellen, ob Homologie oder Analogie vorliegt. Nehmen wir den Knochenkamm auf dem Brustbein der Vögel, der zum Ansatz der mächtig entwickelten Flugmuskulatur dient. Nach der alten, rein morphologischen Definition wird man ihn unbedenklich bei allen Vögeln für homolog erklären; nach der phylogenetischen Definition dagegen nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen, die man nie wird beweisen können, ja die nicht einmal wahrscheinlich sind. Sämtliche Vögel müßten monophyletischen Ursprungs sein, und zwar im allerstrengsten Sinn; d. h. sie müßten nicht nur von einer einzigen, reptilienartigen Species abstammen, sondern sogar von einem einzigen Individuum dieser Species; und zwar müßte in der ganzen Reihe der Generationen jede zum Vogel hinführende Abänderung immer zuerst an einem einzigen Individuum aufgetreten und durch dessen Vermehrung allgemein geworden sein. Denn wenn viele Individuen einer Species unter den gleichen äußeren Einflüssen in derselben Richtung sich verändern, so ist das dabei entstehende Merkmal „durch gleichartige Anpassung erworben", also analog. Als gemeinsame Anlage, welche für Aufstellung der Homologie gefordert wird, genügt nicht etwa die gleiche Disposition homologer Teile zur Abänderung in derselben Richtung; denn dann müßte man auch den Brustbeinkamm des Maulwurfs und der Fledermaus mit dem der Vögel homologisieren.

Man braucht daher noch nicht so völlig den Standpunkt Nägelis zu dem seinigen zu machen, wie O. Hertwig es ausgesprochenermaßen tut (1906, S. 170), um dem Vorschlage des letzteren zuzustimmen, zur alten morphologischen Fassung des Begriffs Homologie zurückzukehren (S. 151). Homolog wären dann also wieder solche Teile, die derselben Gewebskategorie angehören, wie Skelettstücke, Muskeln, Nerven oder Kombinationen von ihnen, und die in zwei nach demselben Typus gebauten Organismen dieselbe relative Lage zu den übrigen, einander schon homolog gesetzten Teilen einnehmen; und zwar dieses während der ganzen Entwicklung bis zum erwachsenen Zustand, oder aber nur in den früheren oder späteren Entwicklungsstadien. Von solchen homologen Teilen läßt sich dann meistens mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit aussagen, daß sie auf eine einzelne Anlage eines gemeinsamen Vorfahren zurückgehen; dann wären sie nach Ray Lankester als homogenetisch zu bezeichnen. Oder aber läßt sich wahrscheinlich machen, daß die Gleichartigkeit der Bildung nur daher kommt, daß gleiche äußere oder innere Einflüsse auf ein gleichartiges Material einwirkten; dann könnte man Ray Lankesters Bezeichnung homoplastisch verwenden. Häufig wird sich eine Entscheidung, welche von beiden Möglichkeiten vorliegt, gar nicht treffen lassen.

Homogenetisch und homoplastisch

Wir können, um uns dies letztere klar zu machen, dasselbe Beispiel benutzen, von welchem wir ausgingen. Es wurde oben gesagt, daß die normal entstandenen Linsen zweier Tiere als homogenetisch zu bezeichnen wären, die Linse aus ortsfremder Epidermis dagegen als homoplastisch mit der normalen. Hätte diese Unterscheidung aber irgendeinen tieferen Sinn? Angenommen, daß auch die normale Linse ganz unter dem Einfluß des Augenbechers entsteht, so sind vor Einsetzen dieses Einflusses auch die normalen Linsenbildungszellen nicht von

den übrigen indifferenten Epidermiszellen verschieden, und der Vorgang ist entwicklungsphysiologisch genau derselbe bei der normalen Entwicklung und im Fall des Experiments; für beide paßt völlig die Definition der Homoplasie.

Bei anderen, sogar bei nahe verwandten Wirbeltieren, läßt sich eine selbständige Anlage der Linse viel weiter zurück verfolgen. Dasselbe gilt bei allen untersuchten Formen für die Anlage des Augenbechers und seiner Bestandteile. Schon in der weit offenen Medullarplatte, dem verdickten Teil der äußeren Keimschicht, welcher sich zum Hirnrohr zusammenfaltet und dann abschnürt, also lange ehe die primären Augenblasen sich vorgestülpt haben, sind ihre Anlagen determiniert, nicht nur für den Augenbecher im ganzen, sondern für seine einzelnen Teile, die Netzhaut, das Pigmentepithel, den Augenstiel (Spemann, 1912a). Geht man aber auf noch jüngere Stadien zurück, so werden auch hier die Teile „indifferent"; denn schnürt man einen solchen jungen Keim in seiner Medianebene durch, so erhält man statt eines Tieres deren zwei, und die vier Augen dieser Zwillinge lassen sich offenbar nicht mehr mit den zweien eines normalen Tieres homologisieren, weil ihre Anlagen nicht homolog sind. Auf welche Weise hier, beim „harmonisch-äquipotentiellen System" (Driesch), die Aufteilung in die Anlagen erfolgt, wissen wir nicht; höchstwahrscheinlich aber in gleicher Weise beim normalen wie beim experimentell halbierten Keim. Also würde auch auf das Verhältnis der Augenbecher zweier normal entstandener Tiere zueinander Ray Lankesters Definition der Homoplasie zutreffen.

Wir können also die Homologisierung nach rückwärts nur durchführen, solange schon „Anlagen" vorhanden sind, d. h. nur bis zu einem Entwicklungsstadium, wo die einzelnen Teile des Keims, wenn auch nicht ihrem Ansehen, so doch ihrer inneren Entwicklungstendenz nach voneinander verschieden geworden sind. Ununterbrochen von Generation zu Generation wäre das nur der Fall bei einer ganz bestimmten Art der Entwicklung, wie sie von der reinen Evolutionstheorie angenommen wird. Wie der Augenbecher und seine einzelnen Teile nachgewiesenermaßen schon in der Medullarplatte durch fest determinierte, bestimmt gelagerte Zellgruppen vertreten sind, so würden nach dieser Auffassung diese Anlagen selbst wieder auf Anlagen in jüngeren und immer jüngeren Stadien und schließlich auf fest determinierte, bestimmt gelagerte Teile des Eies und seines Kerns zurückzuführen sein. Aber auch von hier in gleicher Weise immer weiter rückwärts bis zu dem Ei der vorhergehenden Generation, durch dessen Wachstum und Teilung sowohl der Leib des Muttertiers wie seine Eizellen entstanden sind. Von dem anderen Partner, dem Spermatozoon, ist hier der Einfachheit halber abgesehen. So bestände eine materielle Kontinuität nicht nur zwischen den ganzen Tieren, sondern auch zwischen den Anlagen ihrer einzelnen Teile, von derselben Art, wie sie durch allen Wechsel des Stoffs hindurch zwischen dem jungen und dem alten Körper eines Individuums besteht, und man könnte vom Auge eines Salamanders sagen, es stamme von dem Auge seiner Eltern und aller seiner noch so entfernten Vor-

fahren ab, in demselben Sinn, in welchem man das von den ganzen Tieren behaupten kann.

H. Driesch. Aber in dieser Weise verläuft die Entwicklung offenbar nicht, jedenfalls nicht immer. Ganz abgesehen von Schwierigkeiten, welche in der eben gegebenen Ableitung selbst liegen, zeigen das die Fälle „abhängiger Differenzierung" und noch mehr die Entwicklung des „harmonisch-äquipotentiellen Systems". Nach fester Proportion, welche für die einzelne Art charakteristisch ist, wird aus der äußeren Keimschicht ein Teil ausgesondert, der sich zur Hirnanlage ausbildet; nach einer anderen, aber ebenfalls festen Proportion ein Teil hiervon für die Augen bestimmt. Wird das Ausgangsmaterial verkleinert, so teilen sich die Anlagen in den Rest nach derselben Proportion und es entsteht ein kleineres Tier von normaler Form. Es ist das Verdienst Drieschs, diese Entwicklung eines „harmonisch-äquipotentiellen Systems" zuerst erkannt und begrifflich erfaßt zu haben. — Dann hängt aber ein Organ nicht mehr direkt durch seine Anlage mit dem homologen Organ eines näheren oder entfernteren Vorfahren zusammen, sondern nur ganz indirekt, man möchte fast wieder sagen, nur ideell, durch die allgemeine Potenz des Keimes, dieses Organ zu bilden, und durch seine weitere Fähigkeit, es gerade an der homologen Stelle zu bilden.

Bateson. Zu denselben Gedankengängen wurde Bateson (1892) schon vor Jahren von anderer Seite her geführt. Er studierte die Zahlenvariationen im Gebiß verschiedener Säugetiere, mit der besonderen Fragestellung, ob dabei „die Individualität jedes Gliedes der Reihe respektiert wird" (S. 104). „Each would then have its individual history, just as a Fellowship of a College or a Canonry of a Cathedral has an individual history, being handed on from one holder to his successors, some being suppressed and others being founded, but none being merged into a common fund" (S. 104). Er kam zu dem Ergebnis, daß die Variation manchmal in dieser Weise verläuft, manchmal aber auch nicht. So beschreibt er das Gebiß eines Seehundes, wo der vierte Prämolar des Oberkiefers gespalten war, auf der rechten Seite unvollkommen, auf der linken ganz. Hier ließ sich die Homologisierung noch durchführen, auch links, weil die zusammengehörenden Zähne dichter gedrängt standen als die übrigen. Anders bei einem Affenschädel; dort fanden sich im Oberkiefer rechts und links statt dreier Prämolaren deren vier, und bei keinem Paar derselben ließ sich eine engere Zusammengehörigkeit nachweisen. „Hier hat die Zahnleiste, welche normalerweise drei Schmelzkappen [für die Prämolaren] abgibt, deren vier geliefert, und ich glaube, daß es unmöglich ist, die vier Zähne zu analysieren und auf die drei zu verteilen, ebenso unmöglich, als wollte man die Seiten eines gleichseitigen Dreiecks mit denen eines Quadrats vom selben Umfang homologisieren" (S. 114).

Es scheint also, daß der Homologiebegriff in der Fassung der historischen Periode sich unter unseren Händen auflöst, wenn wir auf kausalem Gebiet mit ihm arbeiten wollen; und zwar nicht aus dem ganz allgemeinen Grund, weil sich das Wandelbare überhaupt nicht restlos in feste Begriffe fassen läßt,

sondern aus dem viel schwerer wiegenden, weil die Entwicklung in anderer Weise verläuft, als man sich, wohl halb unbewußt, bei der ersten Aufstellung und späteren Handhabung des Begriffs dachte. Damit soll keineswegs die Bedeutung der historischen Betrachtungsweise überhaupt herabgesetzt werden; im Gegenteil halte ich die Auffassung der Organismen als „historischer Wesen" (Boveri, 1906) nicht nur für die heute allein noch zulässige, sondern auch für die fruchtbarste. Wenn die einzelnen Organisationsformen nur ideell verwandt sind, verschiedene Ausgestaltungen einer in der Natur wirksamen Idee, Variationen auf ein Thema, wie die idealistische Periode es ausdrückte, so muß die Forschung hier schon haltmachen; angreifbare Probleme ergeben sich erst aus der historischen Auffassung, wo alles, wenn auch in noch so kleinen, noch so schwer erkennbaren Schritten an dem begrenzten, sichtbaren Objekt sich abspielt, welches wir in Händen halten. Nur glauben wir nicht mehr, daß wir erst den Stammbaum der Tiere feststellen können, um dann aus ihm die Entwicklungsgesetze abzuleiten, vielmehr glauben wir zu erkennen, daß wir erst diese Gesetze feststellen müssen, ehe wir die Formenreihen, in denen wir die Organismen ordnen, richtig verstehen, ja oft überhaupt nur aufstellen können. Daher werden es nicht die alles umfassenden Abstammungstheorien sein, auf denen weiter zu bauen ist; denn diese sind ebenso unsicher, wie sie durch ihre Weite und Kühnheit entzücken; vielmehr werden uns die kleinen, aber sicher begründeten Entwicklungsreihen die besten Ausgangspunkte zu vertiefender Forschung werden.

So scheint die Zeit gekommen, „da auch für die Morphologie das Wandelbare der Ziele und damit auch des Strebens sich erweist, und da andere Probleme und andere Methoden an die Stelle der gegenwärtigen treten werden". Mit diesen Worten gereifter Bescheidenheit eröffnete Gegenbaur sein Morphologisches Jahrbuch; schönere wüßte ich nicht, um die neu anhebende Forschungsperiode an die ablaufende anzuknüpfen.

Literatur.

Meine Darstellung beruht durchweg auf dem Studium der Quellen. Auf E. RADLS groß angelegtes, höchst wertvolles Werk wurde ich erst aufmerksam, als meine Arbeit in der Hauptsache abgeschlossen war. Es ergänzt meine Skizze in wesentlichen Punkten; in manchem, so in der Wertschätzung der historischen Periode, bin ich zu abweichenden Ansichten gekommen.

ABEL, O., 1912: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.

BAER, C. E. VON, 1828: Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.

BATESON, W., 1892: On Numerical Variation in Teeth, with a Discussion of the Conception of Homology. Proc. Zool. Soc. London p. 102ff.

BOVERI, TH., 1906: Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. Würzburg.

BRAUS, H., 1906: Die Morphologie als historische Wissenschaft. Experimentelle Beiträge zur Morphologie Bd. I.

BRONN, H. G., 1858: Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen Körper insbesondere.

CAMPER, PETER, 1778: Deux discours sur l'analogie qu'il y a entre la structure du corps humain et celle des quadrupèdes, des oiseaux et des poissons. Oeuvres de P. Camper T. III, p. 325ff.

COLUCCI, V. S., 1891: Sulla rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Mem. Acad. Sc. Inst. Bologna (5), Vol. 1.
CUVIER, G., 1812: Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal. Ann. du Muséum d'histoire naturelle T. XIX, p. 73—84.
DARWIN, CH., 1859: Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein Deutsch von S. V. Carus 7. Aufl. 1884.
GEGENBAUR, C., 1878: Grundriß der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl.
GOETHE, 1784: Versuch aus der vergleichenden Knochenlehre, daß der Zwischenknochen der oberen Kinnlade dem Menschen mit den übrigen Thieren gemein sei. Weim. Ausg. Abtlg. II, Bd. 8.
— 1795: Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie. Weim. Ausg. Abtlg. II, Bd. 8.
— 1796: Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie. Weim. Ausg. Abtlg. II, Bd. 8.
HAECKEL, E., 1866: Generelle Morphologie der Organismen.
— 1872: Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Bd. I, Biologie der Kalkschwämme.
— 1875: Studien zur Gastraeatheorie. II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Biolog. Studien S. 61 ff.
HARRISON, R. G., 1903: Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anatomie und Entwickelungsgesch. Bd. 63.
HERTWIG, O., 1898: Die Zelle und die Gewebe. II. Buch. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe S. 271—277.
— 1906: Über die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie (Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese). Handb. d. vergl. u. exper. Entwickelungsgesch. Bd. III, S. 149 ff.
— 1910: Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 4. Aufl. Schlußkapitel S. 438—450.
SAINT-HILAIRE, GEOFFROY, 1807: Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animeaux vertébrés, et particulièrement sur celle du crâne des oiseaux. Ann. du Muséum d'histoire naturelle. T. X, p. 342.
— 1818: Philosophie anatomique.
— 1825: Mémoire sur la structure et les usages de l'appareil olfactif dans les poissons, suivi de considérations sur l'olfaction des animeaux qui odorent dans l'air. Annales des Sciences naturelles T. VI.
KEIBEL, FR., 1893: Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. I. Morphol. Arb. Bd. III.
LANKESTER, E. RAY, 1870: On the use of the term Homology. Ann. Nat. Hist. Vol. VI.
LEWIS, W. H., 1904: Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. I. On the origin of the lens. Amer. Journ. Anat. Vol. 3.
MECKEL, J. F., 1811: Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niederen stattfindenden Parallele. Meckels Beiträge zur vergl. Anatomie. Bd. II.
— 1815: Handbuch der menschlichen Anatomie. I. Band. Allgemeine Anatomie.
— 1821: System der vergleichenden Anatomie.
MÜLLER, FR., 1864: Für Darwin.
NÄGELI, C. v., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig.
OWEN, R., 1848: On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton.
RADL, E., 1905. 1909: Geschichte der biologischen Theorien. Bd. I u II.
RATHKE, 1825: Kiemen bei Säugetieren. Okens Isis, Bd. XVI S. 747.
— 1825: Kiemen bei Vögeln. Ebenda Bd. XVII S. 1100.

RATHKE, 1828: Über das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschlichen Embryonen. Ebenda Bd. XXI S. 108.

REICHERT, 1838: Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Reptilien.

ROUX, W., 1892: Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. Merkel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. Bd. II.

SPEMANN, H., 1905: Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anzeiger Bd. 28.

— 1912a: Über die Entwickelung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen. Zool. Jahrb. Suppl. XV, Festschr. f. J. W. Spengel.

— 1912b: Zur Entwickelung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb. Bd. 32

WOLFF, G., 1895: Entwickelungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I.

Über Rekapitulationserscheinungen bei Pflanzen, die meistens nur ganz undeutlich auftreten und in der botanischen Morphologie eine ganz untergeordnete Rolle spielen, vergleiche:

MASSART, J., 1894: La Récapitulation et l'Innovation en Embryologie végétale (Bull. de la Soc. roy. de Botanique en Belgique T. 33, I).

SHULL, G. H., 1905: Stages in the development of the Sium cicutifolium (Washington, Carnegie Institution, Publ. No. 30).

Im Zusammenhang mit diesem Artikel empfiehlt sich namentlich das Studium des vierten biologischen Bandes der „Kultur der Gegenwart", welcher die Probleme der Abstammungslehre und Systematik behandelt.

Die experimentellen Grundlagen der Abstammungslehre schildert der zweite Artikel JOHANNSEN im vorliegenden Bande.

Man vergleiche auch den von O. HERTWIG und STRASBURGER redigierten, die Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte behandelnden zweiten biologischen Band der „Kultur der Gegenwart".

DIE ZWECKMÄSSIGKEIT.

Von

Otto zur Strassen.

I. Die Zweckmäßigkeit als Problem.

1. Begriff und Umfang.

Das Grundproblem der Biologie ist das der Zweckmäßigkeit.

Begriffsbestimmung.

In zahllosen Fällen sehen wir Vorgänge, Veränderungen, Bewegungen, die an tierischen oder pflanzlichen Organismen in Erscheinung treten, in solcher Weise verlaufen, daß die Fortexistenz des betreffenden Individuums und damit zugleich seines genealogischen Stammes, oder auch nur des Stammes unter Aufopferung des Individuums, dadurch begünstigt wird. Die Erhaltung des Individuums oder Stammes erscheint als „Zweck" solcher Geschehnisse. Diesem „Zwecke" ist ihr besonderer Ablauf „gemäß", d. h. zu seiner Erreichung geeignet. Darum nennt man sie „zweckmäßige" Vorgänge. Oder man sagt, die fraglichen Veränderungen seien „angepaßt" — nämlich dem Zwecke der Erhaltung oder den Bedingungen, unter denen sie geschehen soll —, und bezeichnet das Dasein solcher Vorgänge als „Anpassung". Manche aber ziehen vor, statt „zweckmäßig" oder „angepaßt" zu sagen „dauerfördernd" oder „erhaltungsmäßig".

Zweckmäßige Geschehnisse gehören allen Gebieten der Lebensvorgänge an. Um das uns Nächstliegende voranzustellen: menschliches Tun und Treiben dient allerlei Zwecken, kleineren und größeren, manchmal auch törichten und schlimmen, im großen ganzen aber doch der eigenen Ernährung, Bereicherung, Verteidigung, d. h. Erhaltung, und weiter — durch Zeugung und Sorge für die Familie — der Erhaltung der Art. Die inneren Geschehnisse, auf denen unser Verhalten beruht, sind also vorwiegend zweckmäßige. Dasselbe gilt für das Verhalten der übrigen Geschöpfe, von höheren Tieren an, die aus Erfahrung zu lernen vermögen, bis hinab zu den primitiven Reaktionen der Einzelligen. An das Gebiet des zweckmäßigen Verhaltens schließt sich ohne deutliche Grenze dasjenige der zur Erhaltung nötigen Verrichtungen innerer Organe, wie Herzschlag, Stoffumtrieb usw. bei Pflanze und Tier.

Und wie die Leistungen der fertigen Individuen und ihrer Teile, so tragen auch die Vorgänge der individuellen Entwicklung, der „Ontogenesis", zumeist das Merkmal der Zweckmäßigkeit; denn diese Vorgänge haben denjenigen Körperbau, der zu einer zweckmäßigen Leistung tauglich macht: die

Lunge zum Atmen, das Hirn zum Denken, durch planmäßige Umwandlung aus einem einfacheren und zu solchen Leistungen nicht fähigen Keime hergestellt.

Was aber im individuellen Leben heutiger Organismen zweckmäßig entwickelt und verwendet wird, das hat sich im Laufe der Stammesgeschichte oder „Phylogenesis" selbst erst entwickelt, indem von Stufe zu Stufe Bau und Verhalten anders und zwar fast immer komplizierter wurde. Und da diese phylogenetischen Veränderungen die Fortexistenz des Stammes unter veränderten oder schwieriger gewordenen Bedingungen begünstigt haben, so waren auch sie zweck- oder erhaltungsmäßig.

Zweckmäßige Vorgänge treffen wir also in dreierlei Ausprägung an. Erstens innerhalb der Stammesgeschichte, des Lebens der Stämme. Sodann im Leben des einzelnen Individuums und hier wiederum in zwei Erscheinungsformen (die freilich durchaus nicht scharf zu trennen sind), der ontogenetischen Entwicklung und dem Verhalten.

2. Zweckmäßigkeit und „Kultur der Gegenwart".

Theorien des Zweckmäßigen.

Diese das Leben der Organismenwelt weithin durchdringende und kennzeichnende Eigenschaft der Zweckmäßigkeit ist nicht nur ein Problem der Biologie, sondern hat seit langem auf alle menschliche Kultur und Wissenschaft tiefgreifend eingewirkt.

Die Zweckmäßigkeit stellte von jeher und stellt noch heute eine der stärksten Wurzeln des Glaubens dar. Der Gläubige erblickt in ihrem Vorhandensein einen Beweis für das Walten übernatürlicher Kräfte; denn ohne solche meint er die Zweckmäßigkeit nicht erklären zu können.

Der Wissenschaft aber, die alles Geschehen auf eine naturgesetzliche Weise zu deuten strebt, ist die organische Zweckmäßigkeit das Problem der Probleme.

In noch nicht allzu ferner Zeit galt sehr allgemein die Lehre, daß für die Zweckmäßigkeit des organischen Geschehens eine in ihm waltende besondere, der physikalisch-chemischen Welt fremde „Lebenskraft" verantwortlich sei. Diese Lebenskraft sollte nicht blindlings, wie die mechanischen Kräfte, sondern „zwecktätig", „zielstrebig" wirken. Der zu erreichende Zweck, eben die Förderung und Erhaltung des Lebens, sollte mitbestimmende Ursache sein; ein Ziel, das die Vorgänge des Lebens zu sich zöge. Und heutzutage ist, nachdem das Zünglein der Wage eine Zeitlang stark nach der entgegengesetzten Seite: dogmatisch-mechanistischer Erklärung der Zweckmäßigkeit, gewiesen hatte, die Meinung der ernst zu nehmenden Forscher recht geteilt. Wohl zweifelt keiner mehr daran, daß viel von dem, was früher als Wirkung der zwecktätigen Lebenskraft angesehen wurde, ein Spiel der aus der anorganischen Welt bekannten Kräfte sei, z. B. der stoffliche Aufbau und Umsatz der lebenden Körper. Aber für viele Forscher bleibt doch ein größeres oder enger begrenztes Gebiet von Zweckmäßigkeiten übrig, das ihrer Meinung nach der mechanistischen Erklärung durchaus entzogen ist.

So lehrt die ansehnliche Schule der „Vitalisten", die Männer wie Driesch

und Bergson zu ihren Führern und viele gute Namen unter ihren Anhängern zählt, daß durch gewisse Einzelvorgänge der ontogenetischen Entwicklung oder des menschlichen und tierischen Verhaltens das Vorhandensein zwecktätiger Geschehensgründe bewiesen werde. Diese Faktoren nennt Driesch im Anschluß an Aristoteles „Entelechie", d. h., was seinen Zweck in sich trägt. G. Wolff spricht von einer „primären Zweckmäßigkeit".

Eine andere Partei, die der „Psychovitalisten" oder „Neolamarckianer", tritt mit besonderem Nachdruck der Meinung entgegen, daß die zweckmäßige Entwicklung der Organismenstämme auf mechanistische Weise, etwa „durch Selektion", zu erklären sei. Und da nach ihrer Ansicht die in der Phylogenie und Ontogenie sich offenbarende zwecktätige Geschehensart mit einem der urteilenden Intelligenz zugrunde liegenden „psychischen" Prinzipe verwandt oder identisch ist, so pflegen sie jene als „psychischen Faktor" zu bezeichnen. Dieser Lehre, die in extremer Weise z. B. von Pauly vertreten wird, machen auch vorsichtige Forscher, wie Spemann und Boveri, gewisse Zugeständnisse.

Unter den Psychologen, besonders den menschlichen, ist die Zahl derjenigen nicht gering, denen die Annahme einer zwecktätigen Ursache, eines „Triebes", „Willens", oder wie sie heißen mag, für manche Teile des zweckmäßigen Verhaltens unentbehrlich scheint. Andere nehmen insofern eine besondere, der anorganischen Welt fremde Wirkungsweise im Verhalten an, als sie dem Bewußtsein eine ursächliche, z. B. lenkende, wählende oder verbindende Rolle dabei zuerteilen.

Allen diesen Gruppen steht die Partei der reinen „Mechanisten" schroff gegenüber. Diese führen alles, was in der Welt geschieht, so auch die zweckmäßigen Vorgänge im Reiche der Organismen, auf einerlei Art von ursächlichem Zusammenhange zurück: die blinde, mechanistische Kausalität, die Ursächlichkeit der Physikochemie. An Zahl der Anhänger steht die mechanistische Partei den übrigen bei weitem voran. Es ist aber nicht zu verkennen, daß dieses Übergewicht zu einem gewissen Teile weniger auf eigenem Nachdenken der betreffenden Forscher, als auf überliefertem Dogmatismus beruht.

Im Denken der Gegenwart finden sich also nicht weniger als drei verschiedene, einander ausschließende Meinungen über die Ursächlichkeit des Zweckmäßigen: die mechanistische, die psychisch-vitalistische und die supranaturalistische. Denkmöglich sind alle drei. Aber welche entspricht der Wirklichkeit?

3. Methodologische Einführung.

Prinzip der Sparsamkeit.

A. Das Prinzip der Sparsamkeit. Die Wissenschaft hat unter den denkmöglichen Erklärungen der Zweckmäßigkeit nach dem Prinzipe der Sparsamkeit auszuwählen. Dieses von Mach und Avenarius begründete, fast allgemein angenommene, von manchen Autoren aber immer noch etwas zweifelhaft angesehene Prinzip ist absolut zwingend. Denn es bedeutet im Grunde nichts anderes als die von niemand bestrittene und bestreitbare Selbstverständlichkeit, daß in der Wissenschaft nicht Dinge ins Blaue hinein behauptet werden dürfen, zu deren Annahme man keine Gründe hat. Was sich hieraus

im einzelnen ergibt, das möge, soweit es für die folgende Analyse von Bedeutung ist, kurz erläutert werden.

Dem eben genannten, trivialen Satze gemäß hat jeder beliebig große oder kleine Teil der Welt oder des Weltgeschehens, jedes räumlich oder begrifflich oder sonstwie zusammenhängende Gebilde so lange als homogen zu gelten (Driesch), als nicht das Vorhandensein einer Ungleichartigkeit in ihm direkt beobachtet oder durch zwingende Gründe erschlossen ist. Denn ohne Grund darf Differenziertheit ja nicht behauptet werden; wo solche aber fehlt, bleibt Homogenes übrig.

Sieht jemand eine graue Fläche von einer ihm durchaus fremden Beschaffenheit, so kann er, dafern er seine fünf Sinne beisammen hat, nicht aus dem Stegreif behaupten, diese Fläche enthalte Bezirke von ungleichem Grau, z. B. hellerem und dunklerem; sondern das Grau gilt bis zum Beweis des Gegenteils als homogen. Ebensowenig darf ohne zwingenden Grund behauptet werden, das Grau der Fläche sei in sich selbst differenziert, nämlich eigentlich gar kein Grau, sondern ein mikroskopisches Mosaik von Schwarz und Weiß. Auch diese „intensive" Komplikation enthielte ein Mehr an Mannigfaltigkeit und hätte darum hinter dem Homogenen zurückzustehen. — Wie aber, wenn nähere Betrachtung einer einzelnen Stelle zeigt, daß das scheinbare Grau an dieser Stelle in der Tat schwarzweißes Mosaik ist? Dann muß bis zum Beweis des Gegenteils die ganze Fläche als ebenso gebildet betrachtet werden. Denn Gleichartigkeit geht vor Ungleichartigkeit, und niemand darf, ohne sich davon überzeugt zu haben, behaupten, daß unsere Fläche aus zweierlei Farben, Mosaikgrau und Homogengrau, zusammengesetzt, d. h. differenziert sei. — Aber setzen wir den Fall, an einer anderen Stelle dieser Fläche fände sich ein wirklich homogenes, unauflösliches Grau. Was dann? Da jetzt die Differenzierung der Fläche in zweierlei Farben als Faktum vorliegt, fällt die ökonomische Nötigung, das Mosaik über das ganze Gebiet ausgedehnt zu denken, hinweg; für jede weitere, noch nicht untersuchte Stelle wird der Satz, daß Homogenes den Vorrang vor Kompliziertem hat, neuerdings ausschlaggebend; die ganze Fläche, mit Ausnahme solcher Bezirke, an denen das Mosaik unmittelbar beobachtet war, muß demnach wieder als homogengrau angesehen werden.

Und wenn der von uns gedachte Mann, nachdem er dazu gelangt ist, der Fläche eine gewisse Eigenschaft, z. B. ein allgemeines Schwarzweiß-Mosaik zuzuschreiben, nun eine zweite „graue" Fläche fände? Dann hätte er natürlich vor näherer Untersuchung kein Recht, von dieser zu behaupten, daß sie etwas Besonderes sei. Vielmehr würde die für die erste Fläche geltende Definition von selbst auf die zweite übergehen. Und in dem so definierten „Begriffe" der grauen Flächen versänke automatisch jede neugefundene, bis etwa nachgewiesen würde, daß sie durch den Besitz eines speziellen Merkmals innerhalb des Begriffes eine Sondergruppe bildet, oder überhaupt nicht in den Begriff gehört.

Ökonomische Erklärung.

Diese Sätze gelten in sinngemäßer Anwendung natürlich auch für Fragen des ursächlichen Zusammenhangs. Auch die Beziehungen von Grund und Folge zwischen den Vorgängen der Welt sind für die Wissenschaft bis zum Be-

weis des Gegenteiles homogen. Jeder uns vorliegende Einzelfall von ursächlicher Beziehung gehört, solange seine etwaige Sondernatur und Kompliziertheit nicht bewiesen sind, zum inhaltsärmsten Begriffe solcher Beziehungen; das heißt, er nimmt an der verhältnismäßig einfachen Gesetzlichkeit, die für diesen Begriff genügt und definitionsmäßig festgelegt wurde, ipso jure teil. Wird hierauf an dem fraglichen Falle noch eine besondere, ihn komplizierende Eigenschaft festgestellt, so gelangt er entweder in einen engeren Teilbegriff, der innerhalb des umfassenderen Hauptbegriffes abgegrenzt und seinem Sondermerkmal entsprechend mit einer — möglichst einfachen — Zusatzbestimmung ausgerüstet worden war; oder er bildet, wenn dies als nötig erwiesen wird, einen neuen Teilbegriff mit einer eigenen Spezialgesetzlichkeit, die wiederum nicht komplizierter ist, als eben genügt. Und diese fortschreitende Eingliederung des Falles in immer engere und inhaltsreichere Begriffe wiederholt sich so lange, bis Deckung für alle seine festgestellten Besonderheiten geschaffen ist. Das betreffende Geschehnis ist dann in ökonomisch richtiger Weise „erklärt".

Das Ganze kennzeichnet sich als Schweigen von dem, was nicht da ist, als ein Vermeiden des Überflüssigen, ein Verbot der Verschwendung. Sieht man es umgekehrt an, so erscheint es als „Streben" nach Sparsamkeit.

B. Sparsamkeit und Zweckmäßigkeit. Wie gestaltet sich nun auf Grund des Sparsamkeitsprinzipes die von der Wissenschaft zu treffende Wahl zwischen der übernatürlichen, der vitalistischen und mechanistischen Erklärung des Zweckmäßigen?

Sparsamkeit und Zweckmäßigkeit.

Die zweckmäßigen Vorgänge bilden einen Teil des Naturgeschehens, von dem unser Bewußtsein uns Kunde gibt. Da anderes als gesetzmäßiges Naturgeschehen bis jetzt noch nie mit wissenschaftlicher Begründung festgestellt worden ist, so gilt auch das zweckmäßige Geschehen bis zum etwaigen Beweis übernatürlicher Eingriffe als naturgesetzlich.

Darauf erhebt sich sogleich die Frage, ob alles naturgesetzliche Geschehen in seinem Grundprinzipe, seiner allgemeinsten Bestimmtheit, gleich, oder ob ein Nebeneinander ungleicher Grundformen des ursächlichen Zusammenhanges vorhanden sei.

Nun ist für einen Teil des Naturgeschehens, nämlich die Vorgänge der Physik und Chemie, diejenige Form der gesetzmäßigen Aufeinanderfolge, die wir als mechanistische Kausalität bezeichnen, widerspruchslos festgestellt. Danach müßte, wenn sonst nichts vorläge, die Gültigkeit der mechanistischen Kausalität für alles Naturgeschehen, das heißt auch für die zweckmäßigen Vorgänge angenommen werden. Es liegt aber etwas vor. Wir hören von Vitalisten und Psychologen, daß in gewissen zweckmäßigen Lebensvorgängen das Walten zwecktätiger Faktoren mit vollkommener Sicherheit erschließbar sei, oder gar, z. B. als bewußter Wille, unmittelbar erfahren werde.

Nehmen wir vorläufig an, der Nachweis zwecktätiger Bewirkung sei für gewisse Fälle in der Tat erbracht. Dann ändert sich in doppelter Hinsicht die ökonomische Lage. Zunächst müßten innerhalb des bis dahin als homogen an-

gesehenen naturgesetzlichen Geschehens zwei engere Teilbegriffe begründet werden: neben dem der mechanistischen Vorgänge der Begriff der zwecktätig bewirkten. Ferner aber hätten wir bis zum Beweis des Gegenteiles anzunehmen, daß nicht nur diejenigen zweckmäßigen Vorgänge, für die es bewiesen wäre, sondern alle durch zwecktätige Faktoren verursacht würden. Denn offenbar gälte das Gebiet des durch die Zweckmäßigkeit gekennzeichneten Geschehens, solange es eben geht, als homogen. In der Tat behaupten die Psychovitalisten ganz folgerichtig, daß die Annahme eines „psychischen Faktors" in der zweckmäßig verlaufenden Stammesgeschichte eben darum geboten sei, weil ein solcher im zweckmäßigen menschlichen Verhalten — nach ihrer Meinung — zweifelsohne wirkt. Und Driesch ist wenigstens nicht abgeneigt, der Homogenität zuliebe zwecktätige Geschehensgründe auch da anzunehmen, wo sie sich nicht gerade direkt beweisen lassen.

Allein auch über diese Stufe würden wir alsbald hinausgedrängt. Es ist nämlich ganz gewiß, daß es in dem Gebiete der zweckmäßigen, d. h. die Erhaltung des betreffenden Gebildes begünstigenden Vorgänge Fälle gibt, die rein mechanistisch verursacht werden. Man kennt gewisse anorganische Systeme, denen das Merkmal des Zweckmäßigen eigen ist. Nach Roux erhält sich eine Flamme durch die besondere Art und das Zusammenspiel ihrer Einzelvorgänge eine Zeitlang in ihrer Form und Größe. Von anderer Seite wurden die relativ beständigen, in der Bewegung sich selbst erhaltenden Wirbelbildungen und die Wasserfälle angeführt, und Wallace hat dargelegt, wie sich ein Flußsystem durch wechselnde Geschwindigkeit in Ober- und Unterlauf, durch die Gestaltung seines Bettes usw. erhält. Die an der Erhaltung dieser leblosen Gebilde beteiligten physikochemischen und sicher mechanistisch verlaufenden Einzelvorgänge können im Sinne der Definition als „zweckmäßig" bezeichnet werden. Womit das Monopol der zwecktätigen Faktoren für das gesamte Gebiet bereits durchbrochen wäre. — Da aber die angeblich sicheren Beweise zwecktätigen Geschehens sämtlich in dem Gebiete des sog. „Lebendigen" liegen, so könnte man im Sinne des Sparsamkeitsprinzipes immer noch sagen, daß das Lebendig-Zweckmäßige in kausaler Hinsicht homogen, nämlich durchweg auf vitalistische Faktoren zurückzuführen sei; wenn es nicht eben, wie schon erwähnt, auch im Lebendigen zweckmäßige Vorgänge gäbe, an deren rein mechanistischer Bewirkung nicht zu zweifeln ist. — Unter diesen Umständen würden innerhalb des Gebietes der zweckmäßigen Vorgänge beide Arten der Kausalität, die vitalistische wie die mechanistische, nebeneinander als existenzberechtigt zu betrachten sein.

Wenn nun diese zwei Arten von Kausalität in gleichem Maße kompliziert, also im Sinne des Sparsamkeitsprinzipes gleichwertig wären, so ständen die Chancen mechanistischer und vitalistischer Erklärung für alle diejenigen Fälle, die noch nicht rest- und widerspruchslos durchschaut sind, gleich, d. h. die Fälle blieben bis zu ihrer Erledigung unentschieden. Aber so liegen die Dinge nicht. Zwar machen einige Verfechter vitalistischer Hypothesen über die Struktur ihrer zwecktätigen Faktoren keine besondere Angabe und stellen sie

sich vielleicht als ebenso einfach vor wie mechanistische. Aber Driesch hat immer erklärt, daß seine „Entelechie" eine „intensive Mannigfaltigkeit" sei, d. h. etwas in sich Kompliziertes. Und daß der urteilende „psychische Faktor" der Neolamarckianer nicht anders beurteilt werden kann, dürfte sicher sein. Wenn aber die zwecktätige Kausalität in sich komplizierter ist als die mechanistische, dann besteht zwischen ihnen ein ökonomischer Unterschied. Wie an der grauen Fläche, nachdem ihre Differenziertheit in zweierlei Farben Tatsache geworden war, das Homogengrau vor dem Mosaikgrau den Vorrang hatte, so müßte jetzt die mechanistische Kausalität der vitalistischen vorgezogen werden. Das heißt: alle noch gar nicht oder nicht völlig durchschauten Fälle zweckmäßigen Geschehens wären nicht unentschieden, sondern gehörten bis zum strikte geführten Beweis des Gegenteils zum mechanistischen Teilgebiet.

Bei alledem war aber vorläufig vorausgesetzt, daß das Vorhandensein zwecktätiger Faktoren in einigen Fällen zweckmäßigen Geschehens mit unbestrittener Sicherheit erwiesen sei. Dies ist nun, wie ich glaube, nicht der Fall.

Der Behauptung, daß wir das Zwecktätige im Bewußtsein des Willens usw. unmittelbar erfahren und durch Selbstbeobachtung feststellen können, steht die Ansicht berühmter Psychologen gegenüber, die eine ursächliche Wirkung des Bewußtseins in irgendeiner Form, und zwar gleichfalls auf Grund der Selbstbeobachtung, durchaus bestreiten. Und die der Ontogenie, der Stammesgeschichte und dem Verhalten entnommenen Beweise des Vitalismus sind nicht zwingend. Für einige konkrete Geschehnisse, deren mechanistische Unerklärbarkeit Driesch und andere behauptet hatten, sind später ausreichende mechanistische Erklärungen angegeben worden. Soweit aber die Vitalisten, was sie mit Vorliebe tun, sich auf das „Wunderbare" und „Seltsame" gewisser Gruppen von zweckmäßigen Vorgängen berufen, verstoßen sie gegen das — zum Teil von ihnen selbst ausdrücklich anerkannte — Prinzip der Sparsamkeit. Denn was nicht völlig durchschaut und klipp und klar auf vitalistische Faktoren zurückgeführt worden ist, das hat bis zum Beweis des Gegenteils als mechanistisch zu gelten, kann nie und nimmer ein Argument zugunsten des Vitalismus sein.

Ich nehme also, wie viele andere, den Standpunkt ein, daß man zurzeit kein Recht hat, die Existenz von zweierlei Kausalitäten innerhalb des Naturgeschehens zu behaupten: neben der sicher vorhandenen mechanistischen noch einer vitalistisch-psychischen.

Es folgt daraus für die Gesamtheit des Zweckmäßigen, was vorhin unter der Annahme, daß einige Fälle von zwecktätiger Bewirkung erwiesen seien, wenigstens für die noch unerforschten Fälle gefordert wurde: die stufenweise Eingliederung der zweckmäßigen Vorgänge in immer engere und inhaltsreichere Kausalbegriffe, d. h. ihre Erklärung, muß auf dem Boden der Mechanistik vollzogen werden, bis sich etwa irgendwo mit einwandfreier Klarheit zeigt, daß es so nicht geht.

Programm. C. Das Programm. Im folgenden gebe ich nun eine gedrängte Übersicht von dem, was an kausaler Erklärung des Zweckmäßigen bis jetzt zu erreichen ist. Ich werde dabei nicht, wie das gewöhnlich geschieht, die drei Gebiete der Lebensvorgänge, in denen Zweckmäßiges (neben Zwecklosem) geschieht: die Stammesgeschichte, die Ontogenie, das Verhalten, für sich berücksichtigen. Denn die kausalen Teilbegriffe, in die das zweckmäßige Geschehen sich gliedern läßt, stimmen mit jener äußerlichen Gruppierung der Lebensvorgänge keineswegs überein, sondern greifen von einer Gruppe auf die andere über oder finden sich in allen dreien.

Im speziellen gehe ich in der Weise vor, daß ich im ersten Teile der Analyse die einzelnen Formen zweckmäßigen Geschehens als etwas Gegebenes behandle, ohne zu fragen, wie ihre kausalen Grundlagen selber entstanden sind. Diese Geschehensformen werden nach ihren äußeren Eigenschaften gruppiert; es wird untersucht, ob und wie sie sich auf mechanistische Weise erklären lassen. Hierbei ist eine unterschiedliche Behandlung der stammesgeschichtlichen und der individuellen Vorgänge nicht ganz zu vermeiden. Das zweckmäßige Geschehen im Leben der Individuen ist seinem äußeren Ablaufe nach in großen Zügen bekannt; dasjenige der Stammesgeschichte kann nur erschlossen werden. Da nun die eine Partei sehr einfache, die andere kompliziertere oder gar höchst komplizierte Vorgänge erschließen zu müssen glaubt, so empfiehlt sich vorderhand, auf diesem Gebiete nicht sparsam zu sein: stammesgeschichtlich-zweckmäßige Vorgänge anzunehmen, soweit sie im Bereiche der mechanistischen Kausalität nur möglich sind; — gleichsam auf Vorrat, vielleicht im Überschuß.

Ein letzter Abschnitt tritt dann der Frage näher, ob die kausalen Grundlagen der als mechanistisch denkbar erkannten Vorgänge nach Lage der Dinge in dieser Form und Kompliziertheit wirklich entstehen konnten.

II. Der Zufall als Ursache des Zweckmäßigen.

Zufall. In einer ersten Hauptgruppe vereinige ich Fälle, bei denen das Zweckmäßigsein eines Vorganges auf dem beruht, was man „Zufall" nennt. Das heißt: die Gründe, aus denen der Vorgang so und nicht anders verläuft, haben mit seiner Erhaltungsmäßigkeit in dem betreffenden Sinne nichts zu tun. Denn diese Gründe treten ein und wirken, ohne daß sie von den Bedingungen, den äußeren Umständen, unter denen der Vorgang erhaltungsmäßig ist, beeinflußt würden oder etwa früher durch sie bestimmt worden wären. Beides, der fragliche Vorgang und die Entstehung der dazu passenden Situation gehören vielmehr getrennten Kausalreihen an. Der Vorgang würde in ganz derselben Weise geschehen, auch wenn die passende Situation nicht da, er selbst also zwecklos wäre, und wenn sie nie zuvor bestanden hätte. Nur ihr Zusammentreffen in Zeit und Raum macht den Vorgang zu einem zweckmäßigen.

1. Zweckmäßiges Geschehen durch reinen Zufall.

Reiner Zufall. Am einfachsten liegen die Dinge, wenn an dem betreffenden Vorgange gar nichts bestimmt ist, was mit der Eigenschaft, die Erhaltung des Systems in

der betreffenden Weise zu begünstigen, zusammenhinge; wenn der Vorgang durch reinen Zufall zweckmäßig wird. Dies ist überhaupt die primitivste Form, in der Erhaltungsmäßiges geschehen kann.

Sie findet sich schon im Anorganischen. Daß die Verbrennung eines Quantums brennbarer Substanz unter Umständen vor sich geht, die die Entstehung und, durch Nachziehung von Material, die Erhaltung der Flamme ermöglichen, ist reiner Zufall. Wie es in einem entfernteren Sinne auch als zufällig bezeichnet werden kann, daß es inmitten einer unendlichen Fülle physikalisch-chemischer Geschehensmöglichkeiten, die sich selber vernichten und verbrauchen, einige wenige Kombinationen gibt, die sich erhalten.

Im Reiche des Organischen ist der Spielraum des reinen Zufalls als Grund des Zweckmäßigen nicht ganz gering.

Reiner Zufall in der Stammesgeschichte.

So in der Stammesgeschichte. Man nimmt aus guten Gründen an, daß in den Organismen eine Substanz enthalten ist, das „Keimplasma", das die Gestaltung des zugehörigen individuellen Körpers oder „Soma" beherrscht. Und da das Keimplasma einer jeden Tier- und Pflanzenart von dem der übrigen in irgendeiner chemischen oder strukturellen Weise verschieden ist, so zwingt es eben die Körper der betreffenden Art, die für sie charakteristischen Bau- und Lebenseigenschaften anzunehmen. Soweit die Art im Laufe der Generationen sich nicht verändert, beruht dies auf der Konstanz ihres Keimplasmas. Jede Veränderung des Keimplasmagefüges aber führt eine Änderung der Somata herbei. Es ist nun wunderbar genug, wenn dieses Keimplasma, eine lebendige, dem Stoffwechsel unterworfene, zu Wachstum und Teilung verpflichtete und dabei sicherlich höchst komplizierte Substanz sich viele Generationen lang so gleich bleiben kann, daß die betreffende Art sich nicht merklich ändert. Aber es muß anderseits als unvermeidlich angesehen werden, daß diese Konstanz keine absolute ist, daß kleine, atypische, quantitative oder qualitative Abweichungen gelegentlich im Keimplasma einzelner Individuen auftreten werden. Solche Abweichungen haben Änderungen des betreffenden Individuums und seiner Nachkommenschaft zur Folge; bewirken vielleicht eine Größenzunahme oder Farbenänderung. Diese Änderungen aber können durch reinen Zufall zweckmäßig sein.

Denkbar ist auch, daß Änderungen der äußeren Umstände, etwa des Klimas, in dem eine Organismenart lebt, modifizierend auf das Keimplasma der ganzen Spezies wirken, und daß die dadurch bedingte Änderung der Somata zufällig zweckmäßig ist.

Oder es mag geschehen, daß eine bestimmte Änderung, die in der Stammesgeschichte einer Art aus anderen Zweckmäßigkeitsgründen aufgetreten war, sich zufällig in einer Richtung als zweckmäßig erweist, die bei der ersten Bewirkung keine Rolle spielte. Das napfförmige Auge mancher Tiere könnte (Boveri) in der Weise entstanden sein, daß ein für Lichtreiz empfindliches, oberflächlich gelegenes Sinnesepithel sich grubenförmig versenkte: weil es so vor Beschädigungen sicherer war, wirkte der Vorgang auf allen seinen Stufen erhaltungs-

mäßig. Das Endergebnis aber stellte durch reinen Zufall die Form einer Camera obscura dar, die auf der Retina ein „Bild" der Gegenstände entwirft; womit der Entstehung der wichtigen Fähigkeit, auf Bilder zu reagieren, der Weg geebnet war. — Schildkröten sind unempfindlich gegen Tetanusgift: nach Ehrlichs Lehre darum, weil keiner der ihr Protoplasma zusammensetzenden Eiweißkörper diejenigen „Rezeptoren" enthält, die dem Toxin den Angriff ermöglichen. Diese nützliche Eigenschaft ist sehr wahrscheinlich die zufällige Folge einer besonderen chemischen Organisation, bei deren stammesgeschichtlicher Entstehung die Frage der Tetanusfestigkeit keine Rolle spielte.

Reiner Zufall in der Ontogenesis.

Auch in der Ontogenesis kann reiner Zufall erhaltungsfördernd wirken. Zwar wird der Ablauf der individuellen Entwicklung durch das ererbte Keimplasma typisch bestimmt, aber doch nicht völlig von ihm allein: die immer ein wenig schwankenden äußeren Umstände, denen das Geschöpf während der Ontogenesis unterworfen ist, bleiben nicht ganz ohne Einfluß auf das Resultat, sondern prägen den Individuen wechselnde körperliche Eigenschaften auf. Und diese bald schwächeren, bald stärkeren, atypischen und nicht vererblichen Veränderungen der Ontogenese können gelegentlich durch reinen Zufall zweckmäßig sein. — Ein Individuum, das etwa durch günstige Verhältnisse während der Entwicklung größer ausfällt als seine normalen Artgenossen, erhält durch diesen Zufall vielleicht eine Besonderheit, die ihm von Nutzen ist. — Oder eine Raupe wird durch den Farbstoff der Futterpflanze gefärbt; dieser aus optischen und osmotischen Notwendigkeiten erwachsende Vorgang hat zufällig die nützliche Eigenschaft, die Raupe auf ihrem gleichfarbigen Untergrunde vor ihren Feinden zu verbergen. Auf anderem rein zufälligen Wege würde derselbe vorteilhafte Effekt erreicht, wenn die Haut eines Geschöpfes vermöge ihrer chemisch-physikalischen Struktur zum Eintritt direkter „Farbenphotographie" nach Wieners Hypothese Gelegenheit gäbe.

Ein Mechanismus der ontogenetischen Gestaltbildung kann rein zufällig, ohne im geringsten daraufhin konstruiert zu sein, die nützliche Eigenschaft haben, auch dann noch zu wirken und das vorgeschriebene Resultat herbeizuführen, wenn die Entwicklung durch irgendeinen schädlichen Einfluß gestört worden war. Dies dürfte, wie ich zeigte, z. B. von demjenigen Mechanismus gelten, der die Zellen einer Blastula zur Bildung einer einschichtigen kugeligen Blase zwingt: er hat eigentlich nur die normale Blastula zu liefern; wird diese aber durch den Biß eines Feindes verstümmelt, so „restituiert" er aus den übriggebliebenen Zellen eine neue, nur kleinere Blastula und rettet dadurch dem Individuum das Leben.

Reiner Zufall im Verhalten.

Und endlich geht auch im Verhalten der Individuen manch glücklicher Erfolg auf bloßen Zufall zurück. Oft fliegt dem Tiere die Nahrung oder wessen es sonst bedarf ins Maul, wie eine gebratene Taube, oder ein blinder Zufall bewahrt es vor Gefahr oder lenkt es dahin, wo es leben und gedeihen kann. Ein gefangenes Tier, das sinn- und zwecklos gegen die Wände seines Kerkers tobt, trifft, wie in Thorndikes Versuch mit eingesperrten Katzen, rein zufällig doch

den Hebel, der ihm die Pforte öffnet. Wie manchem hat schon ein glücklicher Einfall, eine zufällige, frei aufsteigende Idee die Lösung einer Schwierigkeit, mit der er lange vergeblich gerungen hatte, in den Schoß geworfen. Reinem Zufall verdankt die Menschheit, wie Mach betont hat, wichtige Entdeckungen und Erfindungen.

2. Die Organisierung des zufällig-zweckmäßigen Geschehens.

Trotz alledem stellt der reine Zufall, an der Fülle der wirklich vorhandenen Zweckmäßigkeit gemessen, nur eine ärmliche und allem Anschein nach unzureichende Quelle zweckmäßigen Geschehens dar.

Allein der plumpe Zufallsbetrieb läßt sich organisieren. Wenn auch die spezielle Bewirkung des eigentlich zweckmäßigen Vorganges dem Zufall überlassen bleibt, kann doch der Eintritt einer günstigen Eventualität in mehrfacher Hinsicht erleichtert werden. Und die dazu erforderlichen Methoden machen der mechanistischen Erklärung, wie sich zeigen wird, keinerlei prinzipielle Schwierigkeit.

Überproduktion von Gelegenheiten.

A. Die Überproduktion von Gelegenheiten. Auf den rein zufälligen Eintritt zweckmäßiger Vorgänge kann offenbar nur darum mit einiger Wahrscheinlichkeit gerechnet werden, weil die Zahl der überhaupt möglichen und vorkommenden Kombinationen eine überaus große ist. Auf Hunderttausende von zufälligen Vorgängen, die für das betreffende Wesen gleichgültig oder schädlich sind, kommt vielleicht einer, der es günstig trifft. Und je größer die Zahl der möglichen Vorgänge, desto größer die Aussicht auf einen zweckmäßigen. Es folgt daraus, daß die Wahrscheinlichkeit zufällig-zweckmäßiger Geschehnisse erhöht werden könnte, indem man die Zahl der überhaupt möglichen Geschehenskombinationen vergrößerte.

Das ist nun freilich für das organische Geschehen in seiner Gesamtheit nicht praktisch zu verwenden. Wohl aber kann in Einzelfällen eine künstliche, dem vorliegenden Bedürfnis entsprechende Vermehrung der Geschehensmöglichkeiten nützlich und erreichbar sein. Hierzu bieten sich zweierlei Wege. Geschöpfe oder Teile von solchen, für die es geeignet ist, können so eingerichtet werden, daß jene atypischen Abweichungen von der Norm des Geschehens, die sich als unvermeidliche Fehler von selbst einstellen und die das spärliche Material des „reinen Zufalls" sind, in größerer Fülle und Mannigfaltigkeit von ihnen produziert, d. h. extra herbeigeführt werden. Oder auch: es müßte Sorge getragen sein, daß die Geschöpfe gewisse Dinge, mit denen sie am Ablauf des durch Zufall zweckmäßig zu gestaltenden Geschehens beteiligt sind — Bewegungen, Organe, Individuen —, in größerer Zahl oder Dauer produzieren als nötig ist; dieser Überschuß begünstigt, da über einen größeren Ausschnitt von Raum und Zeit verteilt, das zufällig-zweckmäßige Zusammentreffen mit der Kausalreihe der passenden Bedingungen.

Beide Wege bleiben innerhalb des mechanistisch Begreiflichen. Denn welcher kausalen Kategorie die Geschehensgründe der betreffenden, durch Überproduktion verbesserten Vorgänge auch angehören mögen, so brauchen doch

jedenfalls Spezialeinrichtungen, die bloß eine quantitative Erweiterung oder gar nur ein Nachlassen in der Genauigkeit des Geschehens bewirken, sicher nicht vitalistisch zu sein.

Das hiermit angegebene Prinzip zweckmäßigen Geschehens ist von H. Spencer für einen besonderen Kreis von Vorgängen — die tierischen Bewegungen — formuliert und als das der „Überproduktion von Bewegungen" bezeichnet worden. Ich selber nannte das Prinzip, um seine viel umfassendere Geltung auszudrücken, die „Überproduktion von Möglichkeiten", oder kürzer, unter Hinweis auf einen bekannten Fall, das „Prinzip der Schrotflinte". An Stelle des ersteren Namens will ich jetzt lieber sagen: Prinzip der Überproduktion von Gelegenheiten.

Überproduktion in der Stammesgeschichte.

Überproduktion von Gelegenheiten kann als Beförderungsmittel des phylogenetisch-zweckmäßigen Geschehens eine wichtige Rolle spielen.

Gewiß ist die erste Aufgabe des Keimplasma die, sich nicht zu ändern, damit das einmal zweckmäßig Gewordene als dauerndes Erbgut der ganzen Art oder Rasse erhalten bleibt. Aber die äußeren Bedingungen, unter denen eine Eigenschaft nützlich ist, ändern sich ihrerseits. Was heute die Rasse erhalten hilft, wird ihr nach hunderttausend Generationen vielleicht verderblich sein. Und wenn die Konstanz des Keimplasma eine absolute wäre, so bewirkte sie in solchem Falle den rettungslosen Untergang der ganzen Art. Nun besteht zwar eine solche Konstanz nicht in Wirklichkeit: die ungewollten und eigentlich fehlerhaften, rein zufälligen Abweichungen von der Norm treten ja auf und können, wenn sie zufällig zweckmäßig sind, den Stamm erhalten. Aber es fragt sich doch, ob dieses unvermeidliche Mindestmaß der Veränderlichkeit in allen Fällen genügt, ob etwas mehr davon nicht manchmal besser wäre, und ob gewisse Stämme nicht gerade darum florieren, weil ihnen auf Grund ihrer besonderen Keimplasmabeschaffenheit, z. B. einer gewissen Schwäche der Assimilation, eine größere Neigung zur Variabilität eigentümlich war als anderen. Vielleicht ist gar aus der Not eine Tugend gemacht und die natürliche Inkonstanz des Keimplasma begünstigt und gesteigert worden. In solchen Fällen wäre die Variabilität aktiv, ad hoc vorhanden, die auftretende Abweichung von der Norm nicht mehr rein zufällig, sondern nach dem Prinzip der Schrotflinte „produziert".

Überproduktion in der Ontogenesis.

Im Leben der Individuen stellt sich vor allem die ungeheure Überproduktion von Keimen als eine Anwendung des Prinzips der Schrotflinte dar. Indem das einzelne Geschöpf mehr individuelle Leben produziert, als unter den obwaltenden Verhältnissen bis zur Geschlechtsreife gelangen können, ermöglicht es diesen wenigen das zufällige Zusammentreffen mit den Bedingungen, auf die sie angewiesen sind. Je seltener diese Bedingungen, je geringer demnach die Aussicht, sie zu finden, desto größer die Zahl der Keime. Ein Bandwurm bringt ihrer hundert Millionen hervor, damit einer das Ziel erreicht. Ebenso gehört die häufige Erscheinung, daß die Zahl der vom Individuum produzierten männlichen Keimzellen die der weiblichen übertrifft, in dies Gebiet. Sie erleichtert den Samenzellen das zufällige Zusammentreffen mit den Eiern. In beiden Fällen

liefert die numerische Überproduktion zugleich vermehrtes Material für die Betätigung der zweckmäßigen — erblichen oder somatischen — Variabilität, befördert also die Chancen einer zufälligen körperlichen Verbesserung.

Oft findet in den Geweben eine stärkere Vermehrung der Zellen statt, als zur Erfüllung des dem Organ zukommenden Raumes nötig wäre. Auch diese besondere Eigenschaft wirkt im Sinne des Schrotflintenprinzipes; denn durch den Überschuß wird Anlaß zur Konkurrenz, durch diese zur Auslese der zufällig besser geratenen Zellen gegeben (Roux). — Im Bienenstaat werden nur wenige Männchen wirklich gebraucht, um die in sehr geringer Zahl auskommenden Weibchen zu begatten. Aber ein paar hundert Männchen werden überproduziert: die Folge ist ein Wettflug zwischen ihnen, wobei das zufällig kräftigste die Königin erreicht und befruchtet.

Viele Geschöpfe tragen Organe, die zu einer Einwirkung auf lokalisierte Vorgänge der Außenwelt berufen sind, in größerer oder sehr großer Zahl über ihren Leib verteilt, in größerer, als schließlich zur Funktion gelangen werden. Nicht jeder Stachel eines Igels kommt in die Lage, einmal wirklich zu stechen, nicht jeder Tentakel einer Seerose, nicht jede Greifzange des Seeigels wird täglich gebraucht. Aber die vielen sind da, um an möglichst vielen Punkten für das zufällige Eintreffen des Vorganges, auf den sie gemünzt sind — Ankunft einer Beute, eines Feindes usw. —, gewappnet zu sein.

Überproduktion im Verhalten.

Zahlreiche Tiere führen fast ununterbrochen diejenigen Verrichtungen aus, die zum Erlangen der Nahrung dienen, auch wenn keine da ist: kommt aber zufällig eine, so wird sie sicher gepackt. So wenn die Vortizelle immerzu strudelt, die Seerose ihre Tentakeln stundenlang „wartend" geöffnet hält.

Das Warten auf glücklichen Zufall kann eine arge Geduldsprobe sein und ist sogar völlig aussichtslos, wenn die erwarteten Objekte selber in Ruhe sind. In solchen Fällen kann das Geschöpf die Chancen des Zusammentreffens steigern oder es überhaupt erst ermöglichen, indem es sich selbst oder bestimmte Organe, die Richtung dem Zufall überlassend, fortbewegt. Das ist die vielbenutzte Methode des „Suchens" im eigentlichen und engsten Sinne, H. Spencers „overproduction of movements" und in der Hauptsache das, was von L. Morgan als „trial and error" bezeichnet wurde.

Regulierung der Überproduktion.

B. Die Regulierung der Überproduktion. So hoch aber der Wert der Überproduktion als Quelle zweckmäßigen Geschehens veranschlagt werden darf, so ist und bleibt sie doch eben Überproduktion, d. h. — Verschwendung. Um einen Treffer zu erhaschen, wird eine Menge nutzloser Nieten unter entsprechendem Aufwand von Stoff und Energie hervorgebracht. Und eine gewaltige Verbesserung des Schrotflintenprinzipes müßte es sein, wenn es gelänge, die Überproduktion auf einen engeren, den Treffer mit umschließenden Bereich von Fällen einzuschränken. Zu solcher Verbesserung bietet sich oft und in mancherlei Weise Gelegenheit.

a) Beschränkung nach oben. Vor allem leuchtet ein, daß es zumeist im dringendsten ökonomischen Interesse der Organismen liegen wird, den Grad

der Überproduktion nicht bis ins Ungemessene steigen zu lassen, sie „nach oben hin" zu beschränken.

Das kann auf ziemlich einfache, mechanistisch ohne weiteres begreifliche Art dadurch gewährleistet sein, daß für die betreffende Überproduktion nur eine gewisse, passend bemessene Quantität des dazu nötigen Materials oder eine begrenzte Spanne Zeit zur Verfügung gestellt wird, nach deren Erschöpfung die überproduzierende Tätigkeit ihr Ende findet. So ist z. B. die Zahl der Keime, die ein Geschöpf dem Schrotflintenprinzip gemäß im Überschuß hervorbringt, nach oben hin nicht unbegrenzt, sondern durch quantitative Nahrungs- und Wachstumsverhältnisse so reguliert, daß die Erhaltung der Art gesichert wird, ohne doch das zeugende Individuum unmäßig in Anspruch zu nehmen.

In anderen Fällen setzt die graduelle Beschränkung nach oben kompliziertere Einrichtungen voraus. Dies gilt vor allem für einige Besonderheiten der stammesgeschichtlichen Überproduktion.

Variation und Erblichkeit.

Es wäre nicht gut, wenn die aktive Veränderlichkeit des Keimplasma vorwiegend oder häufig sehr hohe Grade erreichte. Denn die aus stark verändertem Keimplasma hervorgehenden Individuen werden zu allermeist Krüppel und Mißgeburten und nur in äußerst seltenen Fällen zweckmäßiger organisiert als ihre Eltern sein. Diese exzessiven, höchst unrentablen Variationen auszuschließen, scheint nicht schwer. Es müßte nur die ad hoc vorhandene, vielleicht auf einer gewissen Labilität des molekularen Gefüges beruhende Neigung des Keimplasma, zu variieren, derartig geregelt werden, daß die Veränderlichkeit in angemessenen Grenzen bleibt. Aber damit allein wäre möglicherweise nicht viel erreicht. Wie Roux hervorgehoben hat, droht nämlich die Gefahr, daß jede kleine Veränderung des Keimplasma sich ganz von selbst in eine exzessive verwandeln könnte, weil das in seiner bisherigen Organisation gestörte Keimplasma nicht mehr imstande wäre, zu assimilieren, d. h. unter Aufrechterhaltung seines neuen Gefüges zu wachsen, und sich erbgleich zu teilen. Träfe dies wirklich zu, dann stände es um die Chancen der stammesgeschichtlichen Überproduktion ziemlich schlimm. Denn nur das dreifache Glück: daß eine frisch entstandene Abart des Keimplasma zufällig die Gabe der Assimilation und die der erbgleichen Teilung erhalten hätte und obendrein erhaltungsfördernd wäre, könnte dann eine „erbliche", d. h. wenigstens einige Generationen dauernde Artverbesserung in die Wege leiten. Aber es scheint, daß diese Schwierigkeit in der Natur vermieden ist. Nach den Erfahrungen der Züchter sind neu auftretende Variationen nicht bloß, wie man vermuten sollte, in seltensten Fällen, sondern recht häufig erblich. Also kommt wohl die Fähigkeit der Assimilation und erbgleichen Teilung den frisch gebildeten Keimplasmanovitäten regelmäßig und ohne weiteres zu; wenn nicht allen, doch einer gewissen, chemisch oder sonstwie charakterisierten Gruppe unter ihnen. Das könnte nun reiner Zufall sein, indem jene Eigenschaften aus unbekannten Gründen mit der Natur der in Betracht kommenden Gruppe von Eiweißkörpern notwendig verbunden wären und darum auch bei Änderungen des Molekulargefüges nicht verschwänden. Anderseits besteht aber auch die Möglichkeit, daß hier die Wirkung

einer ad hoc vorhandenen Einrichtung zutage tritt. Dem Keimplasma könnte eine besondere Organisation gegeben sein, die das Erblichsein der produzierten Änderungen bewirkte oder begünstigte, oder die dafür sorgte, daß möglichst nur erbliche Variationen gebildet würden. Über die Grenzen des im Prinzip mechanistisch Begreifbaren ginge eine solche Einrichtung wohl nicht hinaus.

Biogenetisches Grundgesetz.

Und noch in anderer Weise lohnt es sich, den Grad der stammesgeschichtlichen Überproduktion nach oben zu begrenzen. Das Keimplasma prägt nicht nur den Zellen des ausgewachsenen Individuums ihre besonderen Merkmale auf, sondern bestimmt auch das Verhalten des sich entwickelnden Keimes. Da nun infolge des genealogischen und physiologischen Zusammenhanges aller Entwicklungsstufen eine kleine Abweichung in frühem Stadium sich bis zum Ende der Entwicklung lawinenartig vergrößern, die Dislokation einer Furchungszelle z. B. diejenige ganzer Körperteile zur Folge haben kann, so sind offenbar Keimplasmaänderungen, die sich frühzeitig geltend machen, im allgemeinen nicht wünschenswert: sie führen zu leicht zu exzessiven, erblichen Abweichungen der Somata. Demnach würde eine besondere Einrichtung des Keimplasma, die das aktive Variieren nach Möglichkeit auf die letzten Zellgenerationen der Ontogenese beschränkt, von hohem Nutzen sein. Und wirklich scheint es, daß eine solche Einrichtung besteht. Die unter dem Namen des „biogenetischen Grundgesetzes" bekannte Eigentümlichkeit demonstriert ja ad oculos, daß in der Stammesgeschichte der Organismen diejenigen Keimplasmaeigenschaften, die für die Embryogenese verantwortlich waren, im Durchschnitt konstanter gewesen sind als die Bestimmungsgründe der Endstadien. Und Roux hat treffend gezeigt, wie diese auffällige und vielberufene Erscheinung sich einfach dadurch erklären läßt, daß in der Regel Stämme, bei denen erhebliche Variationen der Embryonalentwicklung aufgetreten waren, an den daraus resultierenden exzessiven Veränderungen der Somata zugrunde gegangen sind. Freilich sieht Roux in dem Vorhandensein so vieler Stämme, deren Entwicklung dem biogenetischen Gesetze größtenteils entspricht, nichts als die Folge des günstigen Umstandes, daß ihre Variationen zufällig auf die jeweiligen Endstadien beschränkt geblieben sind. Aber eine Einrichtung ad hoc wäre offenbar leistungsfähiger. Enthielte z. B. ein Keimplasma für die verschiedenen aufeinander folgenden Zellgenerationen gesonderte ursächliche Vertreter, und wären die Vertreter der letzten Generationen veränderlich, diejenigen der frühen Entwicklungsstufen aber relativ konstant, so wäre bei diesem Stamme die Gefahr embryonaler Variationen fürs erste ausgeschaltet. Ein dauernder „Mechanismus des biogenetischen Gesetzes" aber setzte voraus, daß die labilen, zur aktiven Variation geneigten Vertreter der letzten Zellgenerationen in dem Maße konstanter würden, als die Entwicklung durch Angliederung neuer Zellgenerationen über sie hinausginge; ein Anspruch, dessen Erfüllung mit mechanistischen Geschehensgründen nicht allzu schwierig scheint.

Sehr wichtig und aussichtsvoll ist auch die Beschränkung der Überproduktion in zeitlicher Hinsicht. Die lebenden Gebilde (Stammreihen, Individuen,

Organe), für die eine Überproduktion sich eignet, bedürfen derselben doch in der Regel nicht während der ganzen Dauer ihres Vorhandenseins. Meist gibt es in ihrer Lebenszeit Perioden, in denen es zwecklos für sie ist, zu „suchen" oder zu „warten" usw.; sei es, weil dann das zugehörige Fundobjekt bestimmt nicht in Reichweite vorhanden ist und durch keinen noch so günstigen Zufall erlangt werden könnte, sei es, weil es für das Gebilde zu dieser Zeit gar nicht zweckmäßig wäre, mit dem Fundobjekte zusammenzutreffen; denn auch die eigenen Zustände der lebenden Dinge wechseln ja nach Alter, Ernährung und vielem anderen. Es muß darum ein Vorteil ersten Ranges sein, wenn es in solchen Fällen gelingt, die Ausübung des Schrotflintenprinzipes auf diejenigen Perioden einzuschränken, in denen sie wirklich nützlich ist. Dies aber läßt sich mit mechanistischen Geschehensgründen recht wohl erreichen. Die Überproduktion muß als ein Auslösungsvorgang eingerichtet, und die erfolgversprechende Situation oder ein einzelner, sie hinreichend charakterisierender Teil derselben muß als der auslösende Reiz in Gebrauch genommen werden.

Variation auf Reiz.

Es hat in der Stammesgeschichte nicht viel Zweck, wenn eine zureichend angepaßte Art in Zeiten gleichbleibender äußerer Umstände immerfort variiert: straffes Einhalten der bewährten Organisation wäre das bessere. Aber sobald die äußeren Umstände sich ändern, das Klima ein anderes wird, ein neuer Konkurrent um Raum und Nahrung, ein neuer Feind sich einstellt, das bisher reichliche Futter anfängt knapp zu werden, dann heißt es für die Art: sich passend umgestalten oder zugrunde gehen. Dann ist der Zeitpunkt da, in dem das „Suchen" neuer Zweckmäßigkeit nach dem Prinzip der Schrotflinte die Rettung bringen kann. Aber auch ein Umschwung zum Guten, etwa der Eintritt eines früher nicht vorhandenen Nahrungsreichtums, kann der gegebene Moment für eine Organisationsänderung sein, die eine gründliche Ausnutzung des gebotenen Vorteils ermöglicht. Damit nun die Organismenstämme bei jeder wirklich guten Gelegenheit durch Überproduktion zu „suchen" beginnen, sonst aber sich ruhig verhalten, müßte ihr Keimplasma so eingerichtet sein, daß es mit lebhafter Variation reagiert, sobald es vom Reize einer starken und dauernden Änderung seiner Lebensbedingungen, ungewohntem Klima oder generationenlanger Schädigung durch schlechten Ernährungszustand der Individuen usw. getroffen wird. — Es fehlt nicht an Beobachtungen, die die Naturwirklichkeit dieser Vorstellung zu beweisen scheinen. Zum Beispiel hat Korschinsky erklärt, daß günstige Bedingungen die Artbildung fördern. Woltereck fand an Daphnien dasselbe nach Schädigung.

Suchen auf Reiz.

Im Leben der Individuen ist der Eintritt des Suchens fast regelmäßig von Reizen abhängig gemacht, die dem Geschöpfe die passende Situation signalisieren. Ein innerer Reiz, der von den reifenden Geschlechtsorganen ausgeht, veranlaßt das Männchen, das Weibchen erst dann zu suchen, wenn es Zeit ist. Tiere, die auf den inneren Reiz des „Hungers" nach Nahrung suchend umherlaufen, haben im Zustande der Sättigung Ruhe.

Häufig wird die Ankunft des zu suchenden Objektes im Fundbereich durch

einen von ihm selbst gelieferten äußeren Reiz signalisiert, der das Suchen zur Auslösung bringt. Die Pedizellarien des Seeigels beginnen heftiger nach etwas Greifbarem umherzutasten, sobald eine leichte Erschütterung sie trifft. Auf den von der mütterlichen Brust ausgehenden Geruchsreiz sucht der menschliche Säugling die Brustwarze. Ein Tonreiz veranlaßt manche Tiere, durch Überproduktion von Augenbewegungen die Umgegend nach etwas Wichtigem, einer nahenden Beute oder einem Feinde, abzusuchen.

b) Beschränkung nach unten. Auch die Vermeidung zu kleiner Grade der Überproduktion, ihre Beschränkung „nach unten hin", kann nützlich sein. Zwar ist, genau genommen, jeder noch so geringe Überschuß prinzipgemäß hervorgebrachter Gelegenheiten „zweckmäßig", denn er „begünstigt" ja die Erhaltung des Individuums oder der Art. Aber natürlich bestehen darin gradweise Unterschiede. Je schwächer die Abweichung von der ererbten Norm oder die zeitliche, numerische oder sonstige Überschreitung des eigentlich Erforderlichen, um so weniger erhöht sie im allgemeinen die Chance glücklicher Zufälle. Und ganz besonders da, wo es sich um stetige Veränderungen irgendeines Geschehens handelt, werden kleinste Abweichungen möglich sein, die dem Individuum oder der Art von äußerst geringem Nutzen sind. Es würde darum die Leistungsfähigkeit des Schrotflintenprinzipes in vielen Fällen beträchtlich erhöhen, wenn durch besondere Einrichtungen dafür gesorgt werden könnte, daß die gelieferten Abweichungen immer oder doch möglichst oft ein höheres Ausmaß erreichen, als ohnedem geschehen würde.

Maßnahmen solcher Art wären vor allem in der Stammesgeschichte sehr vorteilhaft. Zwar muß eine erbliche Variation, um die Erhaltung der Art zu begünstigen, nicht unbedingt so bedeutend sein, daß sie jedem mit dieser neuen Eigenschaft versehenen Individuum das Leben bis zur eigenen Fortpflanzung sicherte: es genügt vielmehr, wenn die Besitzer des neuen Merkmals mit einer um einen gewissen Prozentsatz größeren Wahrscheinlichkeit auf ihre Erhaltung rechnen können, als andere ihrer Art. Denn auch in diesem Falle wird unter sonst gleichbleibenden Bedingungen ihre verhältnismäßige Zahl allmählich, nur langsamer, steigen, und nach entsprechend langer Zeit werden ihre Nachkommen allein die Überlebenden sein; wodurch die Art als Ganzes um den betreffenden Wert erhaltungsfähiger geworden wäre. Aber diese Verzögerung des arterhaltenden Effektes kann unter Umständen nachteilig sein. Bei sehr geringem Zweckmäßigkeitswerte einer erblichen Variation zöge sich der Eintritt greifbaren Nutzens für die Art so außerordentlich weit hinaus, daß mittlerweile ein Umschwung derjenigen äußeren Bedingungen eintreten könnte, unter denen die Variation überhaupt nur zweckmäßig war: dann hätte die Art die günstige Gelegenheit, als Ganzes erhaltungsfähiger zu werden und ihre Konkurrenten rechtzeitig aus dem Felde zu schlagen, vielleicht verpaßt.

Mutation und Orthogenesis.

Solche bedenklich langen Vertagungen des Nutzeffektes bleiben aus, der ganze Betrieb der Artverbesserung wird intensiver und sicherer, wenn die erbliche Variabilität zum Guten wie zum Schlechten mit einer gewissen Entschie-

denheit vor sich geht; wenn das Keimplasma so eingerichtet ist, daß es nicht nur in winzigen, ängstlichen Schrittchen variiert, sondern wenigstens von Zeit zu Zeit durch eine kräftige, sprunghafte Abänderung — von H. de Vries als „Mutation" bezeichnet — Formen erzeugt, deren Schicksal sich in der Stammesgeschichte rascher entscheidet. Zum gleichen Enderfolge führt die Einrichtung der von Eimer so genannten „Orthogenesis", d. h. die Eigenschaft des Keimplasma, in einer bestimmten, einmal eingeschlagenen Richtung weiter zu variieren, so daß der wünschenswerte Grad der Abweichung in mehreren kleinen Schritten erklommen wird.

Keine dieser beiden Methoden zur zweckdienlichen Erhöhung der Abweichungswerte setzt Gründe voraus, die außerhalb des mechanistisch Begreifbaren gelegen wären. Dem Keimplasma können Bestandteile beigegeben sein, die auf Grund ihrer chemischen oder sonstigen Natur zu ruckweisem Umsatz neigen oder die einer stetig fortschreitenden Veränderung in einer gewissen Richtung unterworfen sind. Jenes führt zur Mutation, dieses zur Orthogenesis.

Für die Erhöhung der nach dem Schrotflintenprinzip erzeugten Variationswerte und ihre bessere Ausnützung für die Art ist ferner von Wichtigkeit, wenn mancherlei Faktoren, die eine Herabsetzung jener Werte zur Folge haben könnten, in ihrer Wirkung beschränkt oder ausgeschaltet werden.

Ein solcher Faktor ist die aus unbekannten, hier nicht zu untersuchenden Gründen vorhandene, möglicherweise die Bildung von Variationen begünstigende Erscheinung der Zweigeschlechtlichkeit. Es besteht Gefahr, daß zweckmäßige Variationen, die bei einem oder mehreren Individuen einer Spezies aufgetreten sind, durch Kreuzung mit ungeänderten Artgenossen erlöschen oder doch stark reduziert werden; ein Übelstand, der besonders bei den geringwertigen Variationen empfindlich wäre. — Hier bringt zunächst die vielberufene Eigentümlichkeit gekreuzter Vererbung, die man als „Mendelsches Gesetz" bezeichnet, einige Hilfe. Nach Mendels „Spaltungsregel" tritt bei der Kreuzung zweier Rassen keine dauernde Verschmelzung ihrer Merkmale zu einer intermediären Bastardbildung ein, sondern die Merkmale lösen sich in späteren Generationen nach gewissen Regeln mehr oder minder völlig voneinander, so daß die Eigenschaften der beiden Stammrassen erneut in die Erscheinung treten. Durch diese Geschehensform, die in kausaler Hinsicht durchaus nicht geheimnisvoll, sondern auf Grund der wohlbekannten feineren Vorgänge bei der Befruchtung und Reifung ziemlich gut zu durchschauen und jedenfalls mechanistisch begreifbar ist, wird einer unerwünschten Verwässerung der nach dem Schrotflintenprinzip aufgetretenen Variationen ganz wirksam begegnet.

Mendelsches Gesetz.

Aber es gibt noch ein anderes Mittel, das rascher und gründlicher wirkt. Mit dem Entstehen der erblichen Variationen kann allemal eine Veränderung der zur Begattung oder Befruchtung nötigen Organe und Funktionen obligatorisch verbunden sein. Die neuentstandene Varietät hat vom Beginn ihres Daseins an abweichend geformte Kopulationsorgane oder veränderte geschlechtliche Reizbarkeit oder bringt selber fremdartige Begattungs-

Physiologische Isolation.

oder Befruchtungsreize hervor und wird dadurch, mechanisch oder instinktiv, von der Vermischung mit Individuen der Stammart ferngehalten. Die so beschaffene Rasse ist von der Stammart „physiologisch isoliert". Ist ihre Abweichung schädlich, so verschwindet sie, ohne die Stammart zu schädigen; ist sie gut, so kommt sie von Anfang an zur vollen Geltung. Diese wichtige, anscheinend recht verbreitete Einrichtung ist mechanistisch etwa so zu begreifen: im Keimplasma der betreffenden Art könnten besondere stoffliche Bildungsursachen („Determinanten" nach Weismann) für Kopulationsorgane, Reizstoffe usw. enthalten sein; und diese speziellen Determinanten befänden sich in so labilem Gleichgewicht, wären von solcher Empfindlichkeit für Zustände des übrigen Keimplasma, daß sie bei jeder stärkeren Änderung desselben in Mitleidenschaft gezogen und ebenfalls irgendwie verändert würden.

Ein anderer Faktor, der den Wert der eingetretenen Abweichungen in unerwünschter Weise vermindern könnte, ist Staatenbildung. Die Individuen eines Tierstaates höherer Ordnung stellen durch ihre sozialen Instinkte ein Ganzes dar, dessen Erhaltung sich auf die Eigenschaften aller seiner Individuen gründet. Vereinigt nun ein solcher Staat in sich die Zeugungsprodukte vieler Elternpaare, so wird eine Abweichung, die an dem Keimplasma einer dieser Sippen aufgetreten ist, für die Erhaltung des Staates und damit auch der Sippe selbst nur in entsprechend abgeschwächtem Grade zur Geltung kommen. Je weniger Elternpaare im Staat, desto markierter die Variationen, deren er fähig ist. Im Bienenstaat, dessen ganze Bevölkerung aus einer einzigen Begattung stammt, verändert jede Variation des königlichen Keimplasma in gutem oder schlechtem Sinne die Eigenschaften des ganzen Volkes (Weismann).

Auch im Gebiete des individuellen Lebens wird häufig und auf analoge Weise für eine Werterhöhung der nach dem Schrotflintenprinzipe bewirkten Abweichungen Sorge getragen.

Orthokinese.

Das „suchende" Sichbewegen wäre, wenn es in gar zu kleinen Schrittchen geschähe, jeden Augenblick in eine neue Richtung fiele, um gleich darauf abermals abzuändern, oft ebenso unvollkommen, als ein gar zu minutiöses und immer wieder sich änderndes Variieren des Keimplasma in der Stammesgeschichte. So wird denn auch hier für größere Abweichungswerte, für ein energisches Fortschreiten in zeitweilig annähernd gleicher Richtung gesorgt, — ein Parallelfall zur Orthogenesis, den man als „Orthokinese" bezeichnen könnte.

Wachsende Kletterpflanzen und Wurzeln führen mit ihren Spitzen weit ausschlagende kreisende Bewegungen aus, wodurch sie festen Halt oder feuchte Stellen im Erdreich suchen. — Zahllose Tiere, von der Amöbe bis zu den höchsten Wirbeltieren, durchwandern weithin ihre Gebiete, bis sie finden, was sie brauchen: Nahrung, Weibchen, Baustoff, Zufluchtsorte. Die Greifzangen der Seeigel werden fortwährend in einem gewissen Umkreise suchend umherbewegt.

Auch diese dem individuellen Leben angehörenden Betriebsverbesserungen setzen nirgends Geschehensgründe voraus, deren mechanistische Deutung ernstlich schwierig wäre. Daß bilaterale Tiere, die einmal in irgendeiner Richtung

losgezogen sind, von selber in ungefähr der gleichen Richtung weiterlaufen, bis ein mechanisches Hindernis oder sonstiger Grund sie seitwärts lenkt, bedarf überhaupt keiner Erklärung: es ist an sich wahrscheinlicher als das Gegenteil. In anderen Fällen genügen einfache Mechanismen zur Herstellung des nötigen Grades von „orthokinetischer" Fortbewegung. Asymmetrisch gebaute Infusions- und Rädertiere, die eigentlich immerfort im Kreis herum schwimmen müßten, erhalten, wie Jennings zeigte, durch gleichzeitige Drehung um ihre Längsachse eine Gesamtbewegung, die ungefähr gradlinig fortschreitet. Auch kann ein allzufrühes Abändern der Bewegungsrichtung durch innere Reizvorgänge verhindert werden. Ist beispielsweise das Protoplasma der Amöbe so eingerichtet, daß das Auftreten eines Füßchens an einer beliebigen Stelle als Hemmungsreiz auf alle übrigen Stellen wirkt, so wird das Wesen in ungefähr gleicher Richtung weiterkriechen.

III. Die Produktion des Unmittelbar-Zweckmäßigen.

Wie es zweckmäßig ist, bei der Überproduktion von Gelegenheiten unwirksame und exzessive Grade der Abweichung und Perioden sicherer Aussichtslosigkeit mit Hilfe besonderer Maßnahmen auszuschließen, so ist natürlich jedes Verfahren von Wert, durch das die Überproduktion auf einen engeren Bereich, worin die möglichen Treffer liegen, beschränkt werden kann. Als Ideal erscheint, daß eine Leistung auf Grund ad hoc vorhandener Einrichtungen vom Organismus ohne alle Nieten, obligatorisch, sofort und völlig in der erhaltungsmäßigen Form vollzogen wird. Hat die Beschränkung diesen höchsten Grad erreicht, so ist das Geschehen nicht mehr Überproduktion. Es wird nunmehr zur unmittelbaren Produktion des Zweckmäßigen.

Vorgänge dieser Kategorie stellen die denkbar vollkommenste Form erhaltungsmäßigen Geschehens dar. Gleichwohl besteht durchaus kein Grund zu glauben, daß Produktion unmittelbar-zweckmäßigen Geschehens an sich auf mechanistische Weise nicht erklärbar sei. Im Gegenteil. Das Zwangsläufige und Eindeutige solchen Geschehens entspricht so recht dem Wesen einer zweckmäßig konstruierten Maschinerie.

Daß die betreffende Leistung mit der dazu passenden Situation in Zeit und Raum zusammenfällt, kann völlig in Zuständen und Vorgängen des Organismus selber begründet sein, wie eine Uhr aus inneren Gründen zu bestimmter Stunde schlägt, oder ein Automobil so laufen muß, wie es gesteuert wird. In der Regel aber ist zur Herbeiführung des zweckmäßigen Zusammentreffens mit der Situation die Mitwirkung orientierender Reize erforderlich. Durch von der „Situation" ausgehende zeitliche Reize wird das maschinenmäßig vorbereitete Geschehnis im passenden Moment ausgelöst. „Richtungsreize", die von einem räumlich beschränkten Teile der Umgebung geliefert werden, den Organismus an bestimmter Stelle treffen und hier — oder an einer anderen, maschinell von ihr abhängigen Stelle — die Leistung bewirken, sorgen für zweckentsprechende Orientierung im Raum.

Trotz dieser sich aufdrängenden Maschinenähnlichkeit im allgemeinen um-

schließt aber das Gebiet des unmittelbar-zweckmäßigen Geschehens einige der schwierigsten und meistumstrittenen Probleme der kausalen Biologie. Sowohl die direkt-zweckmäßigen Veränderungen an sich, als auch die sie orientierenden Reize nehmen gelegentlich eine Beschaffenheit an, die manche Forscher für mechanistisch unerklärbar halten. —

Unmittelbar-Zweckmäßiges in der Stammesgeschichte.

In der Stammesgeschichte ist die Betätigungsmöglichkeit unmittelbar-zweckmäßigen Geschehens a priori eine weitgehende. Das Keimplasma einer Art kann offenbar so eingerichtet sein, daß es von Änderungen des Klimas oder der Ernährung, sei es direkt oder durch Vermittlung der davon betroffenen individuellen Körper, adäquate Reize empfängt, auf die es mit dazu passenden zweckmäßigen Abänderungen reagiert. Z. B. ließe sich denken, daß starke klimatische Abkühlung den Reiz darstellte, der das Keimplasma eines Säugerstammes auf Grund einer in ihm liegenden besonderen Reaktionsfähigkeit zu denjenigen Umsetzungen veranlaßte, die sich an den Körpern der Individuen als dichteres und längeres Haarkleid äußerten. Der so beschaffene Tierstamm würde, in kälteres Klima gebracht, „von selber" wollig werden und jedenfalls schneller als andere Stämme, die nach dem Schrotflintenprinzip die nützliche Veränderung ihres Pelzes suchen und finden müßten. Natürlich auch das Umgekehrte: durch ungewohnte Wärme würde ein mit dem entsprechenden Reizmechanismus ausgerüsteter Tierstamm kurzhaarig gemacht. Und wenn das Keimplasma eines Stammes die doppelte Anlage besäße, auf Kälte mit Erzeugung von dichtem, auf Wärme mit der von dünnem Haarkleid zu reagieren, so würde dieser Besitz dem Stamme bei wiederholtem Klimawechsel äußerst nützlich sein.

Oder wenn eine fleischfressende Säugetierart durch Wechsel der Lebensbedingungen generationenlang gezwungen wäre, gemischte Kost zu genießen, so könnte die damit verbundene chemische Zustandsänderung der Somata den Reiz darstellen, der auf dem Wege über das — für diese Eventualität eingerichtete — Keimplasma ein omnivores Gebiß entstehen ließe.

Unmittelbar-Zweckmäßiges in der Ontogenie.

Die Ontogenesis steht vorwiegend unter dem Zeichen der unmittelbar produzierten Zweckmäßigkeit. Was sich entwickelt, geht, im ganzen wie in den Einzelheiten, fast immer direkt, ohne Suchen und Tasten, in die erhaltungsmäßigen Formen über.

Mosaikentwicklung.

Die mechanistische Natur der individuellen Entwicklung ist dort am klarsten zu durchschauen, wo alle Äste und Zweige des ontogenetischen Stammbaumes kausal voneinander unabhängig sind, wo jedes Stück denjenigen Teil des Ganzen liefert, der ihm programmäßig zugewiesen ist, gleichviel ob die übrigen Teile des Keimes in engerem oder weiterem Kreise vorhanden sind oder nicht. In solchen Fällen — von Roux, der sie entdeckte, „Mosaikentwicklung" genannt — kann angenommen werden, daß jeder selbständige Teil des Keimes im Keimplasma des Eies durch eine besondere „Determinante" vertreten ist, und daß die Determinanten in typischer Weise geordnet sind. Diese „Architektur" der Anlagen (Weismann) würde durch Wachstum und Teilung, vielleicht ver-

bunden mit richtungsbestimmenden und zeitlich auslösenden Reizen, zur Bildung des typischen Geschöpfes auseinandergelegt.

Formativer Reiz.

Auch diejenigen Fälle, in denen das formative Schicksal des Keimes oder Keimteiles nicht ausschließlich von ihm selber abhängt, sondern je nach dem Zustande seiner Umgebung bald so, bald so verläuft, sind mechanistisch meist unschwer zu begreifen. Das betreffende Gebilde enthält dann eben die Ursachen nicht nur für eine Art der Weiterentwicklung, sondern für zwei oder mehr; und eine dieser vorbereiteten Entwicklungsmöglichkeiten wird durch den Zustand der Umgebung als „formativen Reiz" (Herbst) aktiviert. So wenn die Entwicklung des Wasserhahnenfußes durch Nässe oder Trockenheit in die zwei divergenten Bahnen der Wasser- und der Landform gelenkt, oder das befruchtete Bienenei durch ungleiche Behandlung entweder zur Königin oder Arbeiterin bestimmt wird. Bei manchen Amphibienlarven löst die wachsende Augenblase da, wo sie das Ektoderm berührt, die Bildung einer Linse aus; ohne diesen formativen Reiz hätten die ektodermalen Elemente sich zu einfachen Hautzellen entwickelt.

Harmonisch-äquipotentielle Differenzierung.

In ziemlich vielen Fällen erscheint jedoch das formative Reizgeschehen erheblich verwickelter. Eine Gemeinschaft von Zellen zeigt sich befähigt, aus sich heraus ein typisch differenziertes Gebilde hervorzubringen, obwohl die Zellen, da man sie ohne Nachteil für den Effekt vertauschen oder ihre Anzahl vermindern und vermehren kann, untereinander vollkommen gleichwertig sind. So gliedert sich z. B. der Darm der Seeigellarve in drei nach einer typischen Proportion verschieden große Teile, gleichviel ob die normale Darmzellenzahl vorhanden ist oder nicht. Driesch, der diese wichtige, von ihm „harmonisch-äquipotentielle Differenzierung" genannte Entwicklungsform zuerst beschrieben hat, hält sie für mechanistisch unauflösbar und sieht in ihr bis in die neueste Zeit den Hauptbeweis seiner vitalistischen Lehre. Das ist jedoch nicht zuzugeben. Ich habe dargelegt (1906), daß ein bestimmter einfacher, der Definition der harmonischen Differenzierung aber durchaus entsprechender Fall auf mechanistische Art erklärt werden kann, wenn die beteiligten Zellen die Fähigkeit besitzen, durch Reiz in eine „Stimmung" versetzt zu werden, in der sie auf andere Reize in typisch veränderter Weise reagieren. Dieser Annahme steht nichts im Wege. Wenn aber in einem einzigen echten Falle harmonische Differenzierung mechanistisch aufgelöst worden ist, hat nach dem Sparsamkeitsprinzipe der ganze Begriff als mechanistisch erklärt zu gelten.

Restitution.

Ein anderer Sonderfall der ontogenetischen Entwicklung wird gleichfalls oft als Argument zugunsten des Vitalismus herangezogen: die „Restitution". Zahlreiche Geschöpfe, besonders auch junge Keime, stellen nach einem gewaltsamen Eingriff, z. B. einer Verstümmelung, die typische Form wieder her; entweder durch Umformung und Umordnung des übriggebliebenen Zellmateriales oder durch Neuerzeugung des Fehlenden („Regeneration"), zumeist aber durch eine Verbindung beider Wege. Warum sollte das, wie Driesch und andere sagen, mechanistisch unerklärbar sein? In vielen Fällen kann, wie S. 96 schon hervorgehoben wurde, die Zweckmäßigkeit des Restitutionsgeschehens auf rei-

nem Zufall, dem unvorhergesehenen Weiterwirken normal-ontogenetischer Mechanismen, beruhen. Und seit die mechanistische Auflösung der harmonischen Differenzierung gelungen ist, erweitert sich der Spielraum dieser Möglichkeit ganz außerordentlich. Wo aber die Deutung durch reinen Zufall versagt, weil bei dem Restitutionsvorgange andere Wege der Formbildung eingeschlagen werden als in der normalen Ontogenesis, da steht der Annahme nichts im Wege, daß diese zweckmäßige Extraleistung des Geschöpfes durch einen eigens dazu bestimmten, vom Reize der Verletzung in Gang gebrachten Mechanismus vollzogen werde.

Unmittelbar-zweckmäßiges Verhalten.

Minder beherrschend, aber doch riesenhaft ist die Rolle des unmittelbar-zweckmäßig produzierten Geschehens im Verhalten der Individuen.

Hierher gehört vor allem der größte Teil von dem, was man gewöhnlich „Instinkte" nennt. Zahllose Einzelwesen vollbringen zweckmäßige, oft höchst komplizierte Verrichtungen unmittelbar, ohne Warten, Suchen oder sonstige Überproduktion, zur rechten Zeit und am rechten Orte. Daß solche Leistungen mechanistisch bewirkt sein können, ist selbstverständlich. Maschinenmäßige Einrichtungen des Plasma, der Muskeln, Drüsen, Nerven, Sinnesorgane können durch innere oder äußere, die passende Situation signalisierende Reize in Tätigkeit versetzt oder durch Richtungsreize zweckmäßig gelenkt werden; ganz analog der Ontogenesis. Und wie dort, so tritt auch im Verhalten „harmonisch-äquipotentielle Differenzierung" auf; z. B. wenn im Bienenstaat eine Gemeinschaft gleichwertiger Individuen sich ohne Rücksicht auf ihre Zahl nach einer typischen Proportion in Gruppen ungleicher Beschäftigung teilt. Auch die Erscheinung der Restitution kehrt im Verhalten wieder: das Bienenvolk regeneriert an Stelle der verlorenen Königin eine neue. Ohne daß solche Leistungen hier schwieriger zu erklären wären, als die völlig gleichen der Ontogenesis.

Formreize.

Das unmittelbar-zweckmäßige Verhalten steht aber häufig mit einem Sondergeschehen in festem Zusammenhange, das von einigen Forschern (Driesch, C. K. Schneider) als mechanistisch unauflösbar, als sicherer Beweis vitalistischen Geschehens betrachtet wird. Es handelt sich um gewisse dabei verwendete Reize. Wo bisher von Reizvorgängen die Rede war, da konnte darunter die adäquat auslösende Tätigkeit einfacher, chemischer, mechanischer, thermischer Einwirkungen verstanden werden, Zusammenhänge, deren prinzipiell-mechanistische Begreifbarkeit außer Frage war. Viele Instinkte aber werden durch Reize ausgelöst, bei denen eine Mehrzahl von Einzelreizungen auf eine bestimmte Weise verbunden sind, z. B. durch optische „Bilder". Auch kann der Reiz in etwas „Allgemeinem" gelegen sein, etwa dem Bilde einer Tierart in allen Größen und wechselnden Ansichten. Das ist gewiß erstaunlich. Aber ich bestreite, daß eine solche Reizbarkeit nur durch Zuhilfenahme zwecktätigen Geschehens oder einer kausalen Mitwirkung des Bewußtseins, wie Schneider behauptet, zu erklären sei. Die obligatorische Gemeinsamkeit mehrerer Reize kann darauf beruhen, daß jedes zur Aufnahme eines Einzelreizes bestimmte Sinnesorgan nur dann funktioniert, wenn es durch die Erregung aller übrigen „gestimmt" wird. Die bei optischen Bildern verlangte räumliche Ordnung der

Einzelreize wird durch entsprechende Gruppierung der aufnahmefähigen Einzelsinnesorgane erreicht. Und wo es sich um andere, kompliziertere Beziehungen zwischen den Einzelreizen handelt, da lassen sich, wie ich früher bemerkte und nächstens an anderer Stelle ausführlich darlegen will, Mechanismen ersinnen, die, wiederum mit Hilfe besonderer Stimmungen, das Erforderliche leisten. Wenigstens gilt dies von relativ einfachen Fällen. Da aber zwischen solchen und komplizierteren keine begrifflich scharfe Grenze besteht, so muß nach dem Sparsamkeitsprinzip die mechanistische Erklärbarkeit aller Reizverhältnisse dieser Art vorläufig zugestanden werden.

IV. Die Nachahmung.

Unter den unmittelbar-zweckmäßigen Leistungen verdient eine einzelne Gruppe gesonderte Besprechung, da sie für alle drei Hauptgebiete zweckmäßigen Geschehens sehr bedeutungsvoll, zugleich aber in ihren kausalen Voraussetzungen nicht ganz leicht zu übersehen ist und darum öfter zu falscher Beurteilung Veranlassung gegeben hat, die Nachahmung.

Es ist für Lebewesen häufig von Vorteil, gewissen anderen Dingen der sie umgebenden Welt in irgendeinem Punkte gleich oder ähnlich zu sein: ebenso auszusehen, zu riechen wie jene, sich ebenso zu bewegen usw. Gleicht das Geschöpf einem Gegenstande, der seinen natürlichen Feinden oder Beutetieren indifferent, widerwärtig oder anziehend ist, so wird es von diesen jenachdem übersehen, gemieden oder aufgesucht werden und hierdurch profitieren. Oder ein Tier hat Nutzen davon, wenn es dasjenige Verhalten, das für ein anderes mit ähnlichen Bedürfnissen zweckmäßig ist, gleichfalls zur Ausführung bringt. — Alle zweckmäßigen Vorgänge dieser Art bezeichne ich als „Nachahmung"; die nachgeahmten Zustände der Außenwelt als „Vorbilder" oder „Modelle".

Natürlich kann die nachahmende Veränderung rein zufällig sein. Oder sie kann, z. B. in der Stammesgeschichte, durch Überproduktion von Gelegenheiten — hier Variationen — gesucht und gefunden werden. Was uns hier angeht, ist nur die Frage, inwieweit Vorgänge der Nachahmung als unmittelbar produzierte Leistungen vorhanden und wie sie mechanistisch zu erklären sind. Wobei der Umstand, daß die geschaffene Gleichheit oder Ähnlichkeit in vielen Fällen länger dauert, als für die zweckmäßige Wirkung nötig wäre, d. h. in dieser ferneren Hinsicht als Überproduktion betrachtet werden könnte, vernachlässigt werden soll.

1. Nachahmung qualitativ gegebener Modelle.

Um zu der Frage der unmittelbar produzierten Nachahmung und ihrer Erklärbarkeit die rechte Stellung zu gewinnen, ist es vor allem nötig, sich klar zu machen, daß ein erheblicher, gewiß der größte Teil derartiger Geschehnisse sich in kausaler Hinsicht von anderen unmittelbar-zweckmäßigen Leistungen nicht merklich entfernen würde. Wie dort, kann der gesamte Ablauf des nachahmenden Vorgangs, oder, wo zeitlich und räumlich auslösende Reize beteiligt sind, doch alles Wesentliche, Qualitative davon in eigens dazu vorhandenen

maschinellen Einrichtungen des Organismus begründet sein. Dem Umstande, daß der Effekt in einer zweckmäßigen Gleichheit oder Ähnlichkeit mit einem fremden Objekte besteht, käme dabei keine höhere Bedeutung zu, als wenn ein produzierter Vorgang zu irgendeiner anderen nützlichen Eigenschaft führt, etwa zu Sättigung oder Wärmeschutz.

Rein innerlich bedingte Nachahmung.

Ausschließlich durch innere Strukturen und Funktionen bewirkt ist beispielsweise die ontogenetische Nachahmung, durch die ein Eisbär weiß oder ein Waldschmetterling der Gattung *Kallima* einem welken Blatte in Form und Farbe täuschend ähnlich wird. Desgleichen das nachahmende Verhalten des Ameisenkäfers *Clerus formicarius*, der immerzu so läuft wie eine Ameise. Denn alle diese Leistungen treten auch ein, wenn die „Modelle“ gar nicht vorhanden sind. Die nützliche Wirkung der Schneefarbe, der Blatt- und Ameisenähnlichkeit ist dennoch garantiert. Ein Eisbär trifft in Zeit und Raum bestimmt mit seinem Modell, dem Weiß der Schneelandschaft, zusammen, weil dieses da, wo er geboren wird und lebt, immer und überall vorhanden ist. Welke Blätter und übelschmeckende Ameisen sind zeitlich wie räumlich beschränkter; doch gibt es jedenfalls genug, und Vögel, die diese Vorbilder instinktiv oder erfahrungsmäßig verschmähen, lassen die nachahmenden Insekten unberührt, auch wenn das Modell nicht zum Vergleich daneben steht.

Nachahmung auf qualitativ bedeutungslosen Reiz.

Sehr häufig aber hängt der nützliche Effekt einer maschinenmäßig vorbereiteten Nachahmung davon ab, daß sie mit dem in Zeit und Raum oder in beidem beschränkten Modell durch eigene Maßnahmen zusammengebracht wird. Dann muß der nachahmende Mechanismus mit Reizvorgängen verbunden sein: zeitliche Reize bringen die Nachahmung im passenden Momente zur Auslösung, Richtungsreize lenken das Geschöpf dorthin, wo sich sein Vorbild befindet.

Es ist aber wohl zu beachten, daß zwischen einem solchen Reiz und der ihm zugeordneten Nachahmung durchaus kein qualitativer Zusammenhang zu bestehen braucht. Der Reiz muß nicht das Modell, nicht der Zustand sein, dem der nachahmende Organismus ähnlich wird. Er hat nur die Lage des Modells in Zeit oder Raum zu signalisieren, weiter nichts. Das Keimplasma einer Säugetierart reagiert vielleicht auf dauernden Kältereiz, der den Übergang in ein polares Klima signalisiert, mit vorbereiteten Veränderungen, die das Haarkleid der Individuen weiß werden lassen wie die polare Landschaft. — Ein junger Vogel ahmt das Niederducken seiner Eltern nach, indem er sich auf Grund eines ihm angeborenen Instinktes duckt, sobald der Warnlaut sein Ohr trifft, den jene dabei von sich geben. — Ein grünes Insekt hat wenig Nutzen von seiner grünen Farbe, wenn es sich auf graue Baumrinde oder auf eine rote Rose setzt. Es kann aber so eingerichtet sein, daß es, um auszuruhen, sich auf das grüne Laub begibt und dadurch seiner Umgebung ähnlich macht; als Richtungsreiz für diese nachahmende Leistung aber dient vielleicht der Geruch des Laubes.

Das Modell als qualitativ bedeutungsloser Reiz.

Anderseits kann freilich auch das Vorbild selbst als Lieferant des Reizes, der eine Nachahmung in Zeit und Raum mit ihrem Modell zusammenführt, verwendet sein, — im Grunde das Nächstliegende. Und dann besteht in der Tat

eine qualitative Beziehung zwischen Modell und Nachahmung, ein Parallelismus, der leicht den Schein erweckt, als wirkte die Qualität des Reizes auf die der Reaktion, obwohl er doch nur äußerlich und gleichsam zufällig ist. Kausal bleibt alles beim alten. Das Wesentliche, Charakteristische der nachahmenden Leistung liegt fertig vorbereitet in maschinellen Einrichtungen des Organismus selber; der vom Modell ausgehende Reiz lokalisiert sie nur in Zeit und Raum. Z. B. könnte der Reiz, der stammesgeschichtlich das Weißwerden einer in kaltes Klima versetzten Tierart veranlaßt, im Weiß der Landschaft gelegen sein: das generationenlang von allen Individuen „gesehene" Weiß müßte zunächst im Nervensystem, danach auf chemisch oder sonstwie vermitteltem Wege im Keimplasma diejenigen vorbereiteten Änderungen hervorrufen, deren ontogenetischer Ausdruck eben das Weißwerden ist. — Oder im tierischen Verhalten: ein Pferd wird durch das Bild eines galoppierenden anderen Pferdes auf Grund einer instinktiven (und wenigstens im Urzustande zweckmäßigen) Reaktionsfähigkeit gereizt, gleichfalls davonzurennen. Nach Barrows bewegt sich die amerikanische Rohrdommel, sobald das umgebende Röhricht im Winde schwankt, schaukelnd hin und her und wird dadurch fast unsichtbar. Vermutlich dient auch hier das optische Bild der nachgeahmten Bewegung als zeitlich auslösender Reiz. Qualitativ aber bestände zwischen Modell und Nachahmung, so ähnlich die beiden für fremde Augen erscheinen mögen, kein ursächlicher Zusammenhang. Ebensowenig wie zwischen dem Durchgehen des einen Pferdes und dem des anderen. Oder zwischen der weißmachenden Keimplasmaänderung und dem Weiß der Schneelandschaft.

Dies brauchte auch dann nicht anders zu sein, wenn der Stamm oder das Individuum sich befähigt zeigt, nicht nur eine einzige stereotype Nachahmung auf einen bestimmten Reiz hin zu produzieren, sondern je nach der Art des dargebotenen Modells bald diese, bald jene. In solchem Falle müßte der Organismus die maschinellen Ursachen für mehrere in Betracht kommende Nachahmungsvorgänge nebeneinander enthalten, von denen der Reiz des betreffenden Modells den zugehörigen in Gang zu bringen hätte. Für einen Tierstamm, dessen einzelne Zweige in vielerlei verschiedenfarbige Umgebungen gelangten, wie etwa die Krabben, wäre es außerordentlich vorteilhaft, wenn er so eingerichtet wäre, daß sein Keimplasma je nach der vorwaltenden Farbe der Umgebung verschiedene Trachten erblich produzieren könnte: graue Arten auf felsigem Grund, weiße auf hellem Ufersand, rote und gelbe, die zwischen Korallen und Schwämmen leben, blaue an der Oberfläche des blauen Ozeans. — Und im Bereiche des Lebens der Individuen ist, wie jeder weiß, die Zahl der Tiere nicht gering, die je nach der Umgebung, in die sie geraten sind, eine kleinere oder größere Auswahl passender Ähnlichkeiten zu produzieren vermögen. Der Mechanismus besteht dann meist in einem Sortiment veränderlicher „Chromatophoren", die, sei es direkt oder auf dem Wege über das Auge, durch Reize der Umgebung zu dieser oder jener Farbreaktion veranlaßt werden. Einige Tiere (z. B. Frösche) machen sich, der momentanen Umgebung entsprechend, hell oder dunkel. Andere nehmen verschiedene Farben an: Der Salamander wird nach Kammerer

vorwiegend gelb auf Lehm, schwarz auf dunklem Humusboden. Es ist sogar nicht ausgeschlossen, daß ein Geschöpf die maschinellen Einrichtungen zur Produktion verschiedener aus mehreren Farben zusammengesetzten Muster besitzt, und daß dabei die komplizierten Bilder der entsprechenden, ebenso aussehenden Umgebungen die Rolle der adäquaten Reize spielen: so dürfte z. B. die Nachahmung algerischer Wüstenheuschrecken, die, wie Vosseler fand, bei jeder Häutung die Farben und Muster der jeweiligen Umgebung imitieren, zu erklären sein.

2. Nachahmung qualitativ neuer Modelle.

Bietet also die Nachahmung, soweit sie, von lokalisierenden Reizen abgesehen, auf fertig vorbereiteten Mechanismen beruht, durchaus nichts Besonderes, so wird sie doch da zum eigenartigen Problem, wo es sich um Nachahmung von etwas qualitativ Neuem handelt. In solchen Fällen ist das Geschöpf, das eine nützliche Gleichheit oder Ähnlichkeit produzieren soll, auf qualitative Mitwirkung des vom Modell ausgehenden Reizes angewiesen. Der Reiz bewirkt, wenigstens zu einem Teile, die Qualität der nachfolgenden Reaktion. Und diese Art des Geschehens, die man oft ziemlich arglos hingenommen hat, erweist sich bei näherem Zusehen als in kausaler Hinsicht, je nach der Art des „qualitativ Neuen", mehr oder weniger, unter Umständen als äußerst anspruchsvoll.

Nachahmung neuer Kombinationen gegebener Elementarmodelle.

A. Nachahmung neuer Kombinationen gegebener Elementarmodelle. Ganz einfach liegen die Dinge noch, wenn das „Neue" lediglich in einer bestimmten Kombination von einzelnen, fertig präformierten Nachahmungen besteht.

Wo mehrere, voneinander unabhängige nachahmende Einzelmechanismen vorhanden sind, deren jeder durch einen ihm zugeordneten Reiz in Aktion gerät, kann offenbar durch gleichzeitige Wirkung aller dieser Reize die Gesamtheit der Einzelnachahmungen hervorgerufen werden; ebenso aber auch durch eine beliebige Kombination der Reize eine entsprechend kombinierte Nachahmung. Betrachtet man eine solche Summe von Einzelleistungen als etwas Ganzes, so erscheint die Qualität ihrer Zusammensetzung aus „Elementarnachahmungen" kausal abhängig von der Art, wie der auslösende Gesamtreiz sich aus „Elementarreizen" zusammensetzt.

Z. B. könnte ein Geschöpf, das unter anderen Elementarmechanismen auch die zur Nachahmung von Rot und Gelb besäße, auf den ganz unvorhergesehenen Reiz einer aus Rot und Gelb gemischten Umgebung mit Produktion einer rot-gelb gesprenkelten Oberfläche reagieren.

Mit bloßer Summation von Elementarnachahmungen ist aber die Sache nur selten getan. Wohl in den meisten Fällen wäre, damit eine wirksame Ähnlichkeit zustande kommt, erforderlich, daß die im Gesamtmodell enthaltenen Elemente in derselben Anordnung reproduziert werden wie am Modell. Hierdurch steigt das Bedürfnis an maschineller Vorbereitung. Jedoch in ungleichem Grade, je nachdem die zu reproduzierende Anordnung eine zeitliche oder räumliche ist.

Nachahmung zeitlich geordneter Elementarmodelle.

Handelt es sich um die lineare Ordnung in der Zeit, um eine bestimmte Reihenfolge der Elemente, so wäre der Mechanismus einer solchen Nachahmung nicht eben kompliziert. Es brauchte nur Sorge getragen zu sein, daß zwischen einem Einzelreiz und der dazu gehörigen Reaktion allemal eine gewisse, gleiche Spanne Zeit verginge: dann würden die Elemente der Nachahmung dieselbe Reihenfolge und Rhythmik haben wie die des Modells. Eine Einrichtung, die von der Wirkungsweise des Echos nicht allzuweit verschieden wäre.

Z. B. könnte ein Vogel eine Anzahl von Elementarmechanismen zur Nachahmung je eines bestimmten Tones besitzen; indem ein jeder dieser Töne als adäquater Reiz diejenige besondere Bewegungsart der Sing- und Atemmuskeln zur Auslösung brächte, die den gleichen Ton erzeugt. Dann wäre, bei Anwendung des Echorezeptes, der Vogel instand gesetzt, jede beliebige Kombination der ihm überhaupt zu Gebote stehenden Töne in irgendeiner für ihn neuen Reihenfolge zu wiederholen. Eine Fähigkeit, die ihm vielleicht beim Lernen des Artgesanges von Nutzen sein könnte.

Nach dieser selben Methode ließe sich auch die Nachahmung einer „gesehenen", dem Tiere qualitativ neuen Bewegungskombination verursacht denken. Das nachahmende Tier müßte nur mit einer entsprechenden Auswahl von Elementarmechanismen ausgerüstet sein, deren jeder auf den Bildreiz einer kleinen Teilbewegung mit ganz bestimmten Muskelkontraktionen reagierte; und zwar mit solchen, die der nachgeahmten Modellbewegung gleich oder ähnlich wären. — Aber freilich, die Möglichkeit, einen solchen Besitz erhaltungsfördernd auszunützen, wäre recht beschränkt. Fälle, in denen das Tier einen Vorteil davon hat, die Bewegung eines anderen wie dessen Spiegelbild zu kopieren: zu laufen, wenn jenes läuft, zu halten, wenn es hält, sich mit ihm zu wenden, zu ducken usw. — und nur zu solcher schattenhaften Nachahmung wäre der Mechanismus befähigt —, werden nicht häufig sein. Vor allem versagt der Mechanismus fast regelmäßig da, wo das nachahmungswürdige Verhalten des anderen Tieres gegen ein räumlich beschränktes Ding gerichtet ist. Sind z. B. zwei Tiere zusammen eingesperrt und eins von ihnen findet seitwärts ein Schlupfloch zum Entwischen, so würde das Zurückgebliebene die Fluchtbewegung seines Gefährten bloß auf Grund des angegebenen Mechanismus nicht mit Erfolg zu kopieren vermögen, denn seine Bewegung zu dem Loche hin wäre, da sie von einem anderen Punkte aus geschähe, nicht die gleiche, wie die des Entflohenen. Sodann: wie wäre es einzurichten, daß ein Geschöpf nur solche ihm neue Bewegungskombinationen anderer imitiert, die zweckmäßig und auch ihm selber nützlich sind? Natürlich müßte ihm die Lage des nachahmungswürdigen Modells in Zeit und Raum durch einen Reiz signalisiert werden, der seinen — sonst ruhenden — Nachahmungsmechanismus zur Tätigkeit „stimmt". Und diesen Signalreiz hätte wohl immer das Vorbild selbst zu liefern. Da nun der bloße Umstand, daß ein Geschöpf von seinem eigenen Verhalten Nutzen hat, einem anderen nichts signalisieren kann (es sei denn auf einem sehr viel komplizierteren, „intelligenten" Wege), und anderseits kein fremdes Tier zu Nutz und Frommen eines ihm gleichgültigen Nachahmers besondere Reize eigens produziert, so bleibt

für die besprochene Art von Nachahmung eigentlich nur ein Betätigungsfeld übrig: die Nachahmung zwischen sozial verbündeten Individuen, etwa der Alten durch ihre Jungen; denn hier kann Sorge getragen sein, daß ein Geschöpf dem anderen den rechten Moment zur Nachahmung seines Verhaltens durch instinktiv hervorgebrachte Reize, z. B. einen Ruf, zu erkennen gibt.

Nachahmung räumlich geordneter Elementarmodelle.

Von vornherein ungünstiger liegen die Verhältnisse, wenn eine Nachahmung die nicht gegebene räumliche Anordnung einer Kombination von Elementarmodellen reproduzieren soll; eine Aufgabe, die praktisch wohl nur bei ontogenetischer und stammesgeschichtlicher Nachahmung optischer Bilder zum Zwecke schützender Ähnlichkeit in Frage käme.

Hierzu gehörte vor allen Dingen optische Isolation. Der von den einzelnen Licht- und Farbelementen des Gesamtmodells ausgehende komplizierte Lichtvorgang kann nur dann als räumlich geordneter Bildreiz vom Tiere aufgenommen werden, wenn ein bildentwerfendes Auge die Ordnung des Strahlendurcheinanders übernimmt. Direkte Reizaufnahme durch die Haut (wie selbstverständlich auch die rein physikalische, zufällig-zweckmäßige Farbenphotographie) wäre völlig ausgeschlossen: die einzelnen Strahlenbüschel würden sich überdecken, und höchstens ein homogener, mittlerer Farbenton könnte das Ergebnis sein.

Nachdem der Bildreiz richtig geordnet im Körper angekommen ist, müßte er in gleicher relativer Ordnung an das zur Reproduktion bestimmte Organ herangeleitet werden: bei stammesgeschichtlicher Nachahmung das Keimplasma, bei individueller sogleich diejenigen Teile, auf deren Bildung der äußere Anblick des Geschöpfes beruht. Letzteres könnte, wenn es sich um die Wiedergabe eines flächenhaften Musters handelt, durch ein besonderes, enorm verzweigtes System von Nervenfasern, die alle Zellen der Retina mit über die Haut verteilten nachahmenden Elementarmechanismen verbänden, ermöglicht sein; wobei eventuell für angemessene proportionale Vergrößerung des optisch verkleinerten Bildes zu sorgen wäre. Wie aber, wenn eine körperliche Form, deren Elemente der Bildreiz doch nur in flächenhafter Projektion enthält, durch plastische Veränderungen naturgetreu imitiert werden soll? — Und welcher Apparat bei stammesgeschichtlicher Nachahmung den räumlich geordneten Transport vom Auge zum Keimplasma bewerkstelligen könnte, ist auch nicht einzusehen.

Ferner wäre erforderlich, daß das zu reproduzierende Bild unter musterhaftem Stillehalten nicht nur des Vorbildes, sondern vor allem auch des Nachahmers selber und selbstverständlich in einer einzigen „Sitzung" aufgenommen würde, sonst müßte sich ja das Bild, wie auf der Retina des Auges, so auch im Keimplasma und in der Haut verschieben und verändern, und was davon als Nachahmung in Erscheinung träte, wäre nicht bloß ein arg „verwackeltes" Abbild des Modells, sondern das völlig ineinandergeflossene Produkt aller seiner Farbentöne. Diese Forderung wäre zwar in ihren kausalen Voraussetzungen nicht anspruchsvoll. Aber sie stände mit den tatsächlichen Verhältnissen — bei

ontogenetischer Nachahmung fast immer, bei stammesgeschichtlicher durchweg — in Widerspruch.

Nachahmung neuer Elementarmodelle.

B. Nachahmung neuer Elementarmodelle. Noch unbedingter als eine Nachahmung gegebener Elemente in nicht gegebener räumlicher Anordnung dürfte die Annahme abzulehnen sein, daß eine Einrichtung zur Nachahmung qualitativ neuer Elemente möglich wäre.

Gewiß ist denkbar, daß der Reiz eines dem Tiere neuen Elementarmodells durch einen passenden, auf unbestimmte oder doch minder genau bestimmte Reize und Erregungen eingestellten Mechanismus aufgenommen, an die zur Reaktion befähigten Organe herangeleitet wird und dort eine spezifische neue Veränderung des Aussehens oder Verhaltens hervorbringt. Aber die qualitative Eigenart dieser Veränderung wäre doch, wie die der vorausgegangenen Erregung, improvisiert! Sie hinge davon ab, wie die im Tier vorhandenen Strukturen und Funktionen mit den fremdartigen Erregungen, die der neue Reiz hineinträgt, zufällig zusammenwirken. Daß sich dabei allemal ein Zustand ergeben sollte, der für die Sinnesorgane anderer Wesen wieder ebenso aussieht wie das „Modell", von dem die Erregung ausgegangen war, scheint gänzlich unbegründet.

Eine Farbe, auf deren Nachahmung das Tier nicht im speziellen eingerichtet ist, z. B. Blau, kann dennoch die für Farbreproduktion im allgemeinen bestimmten Teile: Retinazellen, Nerven oder sonstige Bahnen, auf neue spezifische Weise erregen und schließlich an Haut oder Keimplasma improvisierte Veränderungen bewirken, deren sichtbare Folge eine individuell oder erblich veränderte Hautfarbe wäre. Aber warum — wenn nicht durch reinen Zufall — wiederum Blau?

Oder: wie sollte verursacht werden, daß ein Geschöpf die ihm als zweckmäßig signalisierte Bewegung, deren Bild sein Auge trifft, nachahmt, wenn diese Bewegung dem Tiere etwas qualitativ durchaus Neues ist; wenn zwischen diesem Bewegungsbilde und denjenigen eigenen Muskelkontraktionen, die für fremde Augen ein gleiches oder ähnliches Bild entstehen lassen, kein fertig gebahnter Zusammenhang besteht, der Reiz des Modells also den Weg zu den richtigen Muskeln „von selber" unter vielen anderen Wegen finden müßte? Auf mechanistische Weise dürfte das schlechterdings unmöglich sein.

Gesamturteil über die Nachahmung neuer Modelle.

C. Gesamturteil über die Nachahmung neuer Modelle. Im ganzen ergibt sich, daß eine Nachahmung qualitativ neuer Modelle auf Grund ad hoc vorhandener mechanistischer Einrichtungen nur in gewissen, ziemlich beschränkten Grenzen zuzugeben ist.

Und doch sind gerade diejenigen Sonderfälle, deren Unmöglichkeit oder äußerste Unwahrscheinlichkeit bewiesen wurde, zuweilen für so gewiß und für so einfach gehalten worden, daß man mit ihrer Hilfe besonders schwierige und anspruchsvolle Erscheinungen „erklären" zu können glaubte.

Z. B. hat Standfuß versucht, die phylogenetische Entstehung der bis in winzige Kleinigkeiten durchgeführten Schutzfärbung der Schmetterlingsflügel, deren anscheinendes Übermaß schon manchen Freund der Selektionstheorie be-

denklich stimmte, auf eine direkte Nachahmung zurückzuführen. Danach hätten die Flügel, soweit sie dem Lichte ausgesetzt sind, das Farbenmuster der Umgebung unmittelbar aufgenommen, der Reiz wäre zum Keimplasma gelangt und hätte dieses bestimmt, im Sinne einer entsprechenden ontogenetischen Musterung erblich abzuändern. Also stammesgeschichtliche Nachahmung qualitativ neuer Elemente, in neuer räumlicher Anordnung, unter Verzicht auf optische Isolation durchs Auge und obendrein im Laufe von Generationen! Mir scheint, daß man mit dieser und ähnlichen Erklärungen, auch wenn von den offenbar unmöglichen Bestandteilen abgesehen wird, vom Regen in die Traufe käme. Dafern man überhaupt an ausschließlicher Inanspruchnahme der mechanistischen Kausalität festhalten will und kann, wird wohl nichts übrigbleiben als anzunehmen, daß alle Fälle, in denen Muster und komplizierte Bilder nachgeahmt werden, ontogenetisch auf Grund fertig vorbereiteter Mechanismen geschehen; und daß diese Mechanismen in der Stammesgeschichte durch zufällige Abweichung entstanden sind.

Auch im Verhalten wurde der Wert der Nachahmung neuer Modelle, besonders früher, vielfach überschätzt. Diejenigen, die das Vorhandensein einer tierischen „Intelligenz“ nicht zugeben wollten, haben auffallend zweckmäßige und offenbar nicht instinktive Leistungen höherer Tiere mit Vorliebe für „bloße“ Nachahmung, zumeist des Menschen, ausgegeben; wie auch dem Kinde eine angeborene starke Fähigkeit, Erwachsene nachzuahmen, zugeschrieben wurde. Hiergegen haben schon Psychologen (Groos, Ettlinger, Prandtl) eingewendet, daß eine solche Nachahmung ohne bereits bestehende Verbindung zwischen Gesichtsbild und zugehöriger Muskeltätigkeit gar nicht möglich sei. Vom Standpunkte der mechanistischen Erklärung ist dem nur beizustimmen. Und es entspricht dieser theoretischen Ablehnung, wenn neuere Tierpsychologen (Cole, Watson u. a.) bei ihren Versuchen an Affen und anderen Säugern so gut wie gar keine Fähigkeit zur Nachahmung fremden zweckmäßigen Verhaltens — nicht ohne eigene Überraschung — gefunden haben.

V. Das Lernen aus Erfahrung.

In einer weiteren Gruppe lassen sich Formen zweckmäßigen Geschehens vereinigen, bei denen Erlebnisse des Individuums oder Stammes über ihren unmittelbaren Effekt hinaus auf eine besondere Art nutzbringend verwendet werden.

Sehr häufig trifft es sich, daß die Bedingungen, unter denen ein bestimmter Vorgang geschah, im Leben des Individuums oder Stammes ganz oder fast unverändert weiterdauern oder wiederkehren, so daß ein Vorgang, der für den Stamm oder das Individuum einmal nützlich oder schädlich war, in späteren Fällen gleiche oder ähnliche Bedeutung haben würde. Bei solcher Sachlage muß es zweckmäßig sein, den Originalvorgang, falls er nützlich war, zu wiederholen, war er schädlich, ihn künftig zu meiden.

Wiederholung unmittelbar-zweckmäßiger Leistungen.

Dieser allgemeinen Nutzmöglichkeit kann bei der Einrichtung unmittelbar-zweckmäßiger Leistungen von vornherein genügend Rechnung getragen sein; und zwar auf mehrerlei Weise. Ist die zu der Leistung passende „Situation“

eine kontinuierlich dauernde, so wird der Vorgang, wie bei der Generationenfolge einer auf bestimmte Bedingungen vollständig und fertig eingerichteten Art, aus inneren Gründen beständig wiederholt. Unterliegt die Situation einem regelmäßig periodischen Wechsel, so kehrt die Leistung in typischen, innerlich bedingten Zwischenräumen wieder, die mit der Periodizität der Situation zusammenfallen; so z. B. das jahresperiodische Verhalten mancher Gewächse. Und falls auf eine regelmäßige Wiederkehr der Situation nicht zu rechnen ist, bringt ein die Situation signalisierender Reiz die Leistung allemal dann zur Auslösung, wenn jene eintritt.

Eine Veränderung erfährt der Mechanismus des sich wiederholenden Vorgangs in diesen Fällen nicht. Von Haus aus komplett, auf alle die Einzelheiten der Situation berechnet und sie benutzend, die überhaupt mit eindeutiger Bestimmtheit gegeben sind, produziert der Mechanismus den Vorgang bei seiner Wiederholung nicht besser und nicht schlechter als das erstemal.

Komplettierung unvollständig bestimmter Mechanismen.

Anders, wenn der Mechanismus einer originalen Leistung nicht „komplett" ist: nicht denjenigen Grad maschineller Bestimmtheit besitzt, der in Anbetracht der gegebenen Verhältnisse eigentlich erreichbar wäre. In solchen Fällen besteht, zunächst rein theoretisch, die Möglichkeit, den unvollständigen Mechanismus für künftig zu komplettieren. Und zwar nach folgendem Schema. Diejenigen Einzelheiten der Situation, die in der Einrichtung des Mechanismus noch nicht berücksichtigt sind, machen sich doch in ihrer ganzen, zeitlichen, räumlichen oder sonstigen Bestimmtheit geltend, sobald der Mechanismus verwendet wird. Dann kann von diesen dem Organismus von Haus aus fremden, am wirklichen Ablauf aber dennoch beteiligten Einzelheiten der Situation eine Rückwirkung auf das Geschöpf geschehen, die seine Struktur verändert; und zwar gerade so verändert, daß bei Wiederkehr der gleichen Situation nicht mehr der originale, unvollständige, sondern nunmehr ein komplett oder doch in höherem Maße bestimmter Mechanismus zu Gebote steht.

So wäre z. B. der Mechanismus „inkomplett", der ein Geschehnis allemal durch den Eintritt der passenden Umstände ausgelöst werden ließe, obwohl diese Umstände in völlig regelmäßigen Perioden wiederkehren. Durch eben diese fest bestimmte Periodizität könnte jedoch der Organismus so verändert werden, daß er dieselbe Periodizität fortan aus inneren Gründen produzierte. Worin vielleicht eine nützliche Vereinfachung des Betriebes und, da mit dem Reizmechanismus zugleich eine Fehlerquelle beseitigt wird, eine Steigerung der Betriebssicherheit gelegen wäre.

Vor allem aber ist die Möglichkeit einer nützlichen Komplettierung dann gegeben, wenn der ursprüngliche Mechanismus eines Geschehens in irgendeinem Punkte oder Grade auf Mitwirkung des Zufalls berechnet ist, das heißt in Fällen der Überproduktion von Gelegenheiten. Hier könnte der zu „suchende", im Mechanismus nicht eindeutig vorgesehene Bestandteil der passenden Gesamtsituation, sobald er „gefunden" ist, derartig verändernd auf den Organismus wirken, daß künftig die unmittelbar-zweckmäßige Reaktion auf eben diesen Bestandteil als adäquaten Reiz an Stelle des Zeit und Kraft verbrauchenden Suchens tritt.

Endlich besteht auch die Möglichkeit, daß ganz zufällige und unvorhergesehene Erlebnisse eine entsprechende zweckmäßige Veränderung gewisser Mechanismen zur Folge haben.

Einprägung.

In den genannten und analogen Fällen würde der Organismus leistungsfähiger, als er ursprünglich war, und zwar durch das, was er erlebt, erfahren hat. Darum kann jede solche Verbesserung — in anschaulicher Verwendung eines Namens, der uns für einen Spezialfall geläufig ist, — als „Lernen aus Erfahrung" bezeichnet werden. Den Vorgang selber, durch den das Erlebnis modifizierend auf den Organismus wirkt, nenne ich „Einprägung". Unsere Aufgabe ist, zu untersuchen, in welcher Verbreitung derartiges wirklich geschieht, und ob und wie es auf mechanistische Weise erklärt werden kann.

Bei der Behandlung dieser Frage ergibt sich ein weitgehender Parallelismus mit der „Nachahmung". Was auch nicht merkwürdig ist. Denn Lernen aus Erfahrung stellt in der Tat zumeist eine Art von Nachahmung eigener früherer Erlebnisse dar. Die Fähigkeit zu solcher Nachahmung wird durch den Einprägungsvorgang hergestellt.

Entsprechend dieser Verwandtschaft kann das Gebiet des aktiven, durch eigene Maßnahmen herbeigeführten Lernens — und nur solches interessiert uns hier, nicht das theoretisch ebenfalls denkbare rein zufällige — zunächst in zwei Gruppen gesondert werden, je nachdem das Einzuprägende etwas qualitativ Neues für den Organismus darstellt oder nicht.

1. Einprägung qualitativ gegebener Objekte.

Je einfacher das Objekt der Einprägung, desto geringer die Schwierigkeit, den Vorgang mechanistisch zu begreifen. Und es gibt Fälle des Lernens, in denen die Einprägung in gar nichts anderem zu bestehen braucht, als daß ein fertig vorbereiteter Mechanismus durch ein bestimmtes Erlebnis in Gang gebracht wird. Solche Vorgänge gehören durchaus in die Kategorie der unmittelbar-zweckmäßigen Leistungen. Sie nehmen nur insofern eine Sonderstellung ein, als ihr Effekt nicht in Ernährung, Rettung aus Gefahr usw. oder in nutzbringender Ähnlichkeit, sondern eben darin besteht, daß im Organismus selber eine gewisse, sein künftiges Verhalten mitbestimmende Änderung erfolgt.

Einprägung qualitativ gegebener Objekte in der Stammesgeschichte.

Zunächst ein Fall der Stammesgeschichte. Bei Wirbeltieren hat die Haut die nützliche ontogenetische Eigenschaft, da zu verhornen, wo sie öfter gedrückt oder gerieben wird. Wenn nun ein Tier durch neuerdings eingetretene Umstände, z. B. einen frischerworbenen Instinkt, regelmäßig damit zu rechnen hätte, an einer bestimmten Stelle gedrückt zu werden, so ist zwar gewiß, daß diese Stelle in jedem Individuum, als Reaktion auf den Reiz des Druckes, verhornen müßte. Aber zweckmäßig wäre dennoch, den Mechanismus des Geschehens zu komplettieren: ihn so zu verändern, daß die dem Drucke ausgesetzte Stelle von selbst verhornt, d. h. die Verhornung der Stelle erblich zu machen. Denn hierdurch würde Verletzungen, vielleicht Entzündungen, die durch den Druck auf die noch unverhornte Haut entstehen können, wirksam vorgebeugt.

Erblich lokalisierte Verhornungen finden sich in der Tat. Z. B. trägt nach

Leche das Warzenschwein, das beim Wühlen auf untergeschlagenen Vorderläufen zu rutschen pflegt, erblich verhornte Schwielen an beiden Handgelenken. Nun könnte zwar eine Veränderung des Keimplasma, die eine bestimmte, dessen bedürftige Hautstelle hornig macht, durch zufällig-zweckmäßige Variation entstanden sein. Aber auch als Vorgang der Einprägung, d. h. auf unmittelbar-zweckmäßigem Wege, ließe die lokalisierte Verhornung sich mechanistisch begreifen. Für jede Zelle der Haut, oder doch für Hautbezirke von passender Kleinheit, enthielte das Keimplasma eine besondere, von allen übrigen verschiedene Determinante; alle diese ständen im Körper des elterlichen Individuums mit den entsprechenden Hautbezirken in dauerndem Rapport, z. B. durch im Blute kreisende, für je zwei Partner spezifische „Hormone"; und zwar in solcher Art, daß die Verhornung eines beliebigen Bezirkes den adäquaten Reizstoff lieferte, der die zugehörige Determinante auf Grund einer in ihr liegenden Reaktionsfähigkeit zu einer künftig „hornbildenden" werden ließe. Die gesamte Einrichtung stellte eine Vielheit einzelner Mechanismen zur Erblichmachung lokaler Verhornungen dar; als Ganzes aber eine zweckmäßige Überproduktion von Gelegenheiten mit Einprägung der durch den Gebrauch des Individuums sich ergebenden räumlichen Lokalisation.

Einprägung qualitativ gegebener Objekte in der Ontogenie.

Auf ontogenetischem Gebiete gehören die Vorgänge der aktiven Immunisierung in diese Kategorie. Menschen und Tiere besitzen die heilsame Fähigkeit, im Anschluß an eine Vergiftung ihre chemische Organisation durch Bildung von „Antikörpern" so zu verändern, daß sie in Zukunft, eventuell für immer, gegen das gleiche Gift gesichert sind. Sie haben damit aus einer „Erfahrung", der Vergiftung, im Sinne unserer Definition „gelernt". Diese Lernfähigkeit ist aber durchaus keine unbegrenzte; als ob etwa die Tiere auf jeden beliebigen Fremdstoff hin den zugehörigen, ihn bindenden Antikörper zu produzieren vermöchten. Nach Ehrlichs berühmter Seitenkettentheorie wird vielmehr in jedem Falle vorausgesetzt, daß der immunmachende Stoff, der zu dem eingeführten Gifte spezifisch paßt „wie der Schlüssel ins Schloß", im Organismus bereits vorhanden war, nämlich als „Seitenkette" irgendeines Eiweißmoleküls. Hier spielte die Seitenkette schon im normalen Stoffwechsel eine tätige Rolle, wurde zeitweilig abgestoßen und neugebildet. Die Immunisierung aber ist weiter nichts, als eine durch den Reiz der Vergiftung ausgelöste verstärkte Produktion und Abstoßung der betreffenden Seitenketten. Diese besondere Reizreaktion scheint eine allgemeine oder doch sehr verbreitete Eigenschaft der im Organismus enthaltenen Eiweißmoleküle zu sein; eine Vielheit fertig vorhandener Immunisierungsmechanismen, von denen einer oder mehrere durch das Vergiftungserlebnis in Gang gebracht werden.

Einprägung qualitativ gegebener Objekte im Verhalten.

So auch im Gebiete des Verhaltens. Hier besteht die Einprägung in einer dauernden oder vorübergehenden Zustandsänderung — zumeist von Ganglienzellen — die man „Gedächtnis" nennen kann, die aber für mechanistisch-ökonomische Betrachtung nichts anderes ist, als eine „Stimmung" von in der Regel größerer Beständigkeit.

Die Ameise, die beim Furagieren Futter gefunden hat, „lernt“ aus dieser Erfahrung. Indem sie nach Abgabe ihrer Beute positiv auf den Reiz ihrer eigenen Fährte reagiert, d. h. auf dem vorher zurückgelegten Wege zum zweiten Male hinausläuft, gelangt sie, nunmehr in unmittelbar-zweckmäßiger Weise, zurück zum Futter. Hierzu ist weiter nichts erforderlich, als daß die fertig präformierte Reaktion auf die eigene Spur durch das Ergebnis der erfolgreichen Jagd in Gang gebracht wird, indem dieses Erlebnis (oder irgendein fest mit ihm verbundener, es signalisierender Vorgang, etwa die Tätigkeit der Futterabgabe im Nest) die für die Reaktion notwendige nervöse Stimmung schafft. Der Einprägungsvorgang fügt dem im übrigen fertigen Mechanismus weiter nichts hinzu als die Bestimmung in der Zeit.

2. Einprägung qualitativ neuer Objekte.

Wie das Problem der Nachahmung, so wird auch das der Einprägung anspruchsvoller, sobald es sich nicht um völlig adäquate, im voraus berechenbare Dinge, sondern um etwas dem Organismus Neues handelt. Und je nach Art und Umfang des Neuen schwankt, wie dort, die Schwierigkeit der mechanistischen Erklärung in weiten Grenzen, wobei auch diesmal vor allem entscheidend ist, ob das Einzuprägende nur in einer besonderen Eigenschaft — einer neuen Modalität oder Kombination — gegebener Elemente besteht, oder in etwas völlig Neuem.

Einprägung neuer Modalitäten und Kombinationen in der Stammesgeschichte.

A. Einprägung neuer Modalitäten und Kombinationen gegebener Elementarobjekte. Bei stammesgeschichtlicher Einprägung würde der Fall verhältnismäßig einfach sein, wenn das zu lernende Neue ausschließlich in dem besonderen Grade, der Quantität eines erlebten Geschehens bestände, auf dessen übrige Eigenschaften der Mechanismus von Haus aus fertig eingerichtet wäre.

Gebrauch und Nichtgebrauch.

Es ist ein unmittelbar-zweckmäßiger Zug der Ontogenesis, daß manche Organe, besonders Muskeln und Nerven, durch den Gebrauch, den „funktionellen Reiz“, wie Roux es nennt, gekräftigt, ausgebaut und innerhalb gewisser Grenzen vergrößert werden: mit Hilfe dieser Reaktionsart schmiegt sich das einzelne Geschöpf dem individuellen Gebrauchsbedürfnis, das ja von Individuum zu Individuum, mehr noch im Laufe der Generationen ein wenig schwanken wird, zweckmäßig an. Tritt nun bei einer ganzen Art eine Änderung der Lebensverhältnisse ein, die eine regelmäßig verstärkte Funktion des Organs bedingt, so wird zwar seine nützliche Verstärkung in jedem Individuum und immer gleichem Grade, entsprechend dem des funktionellen Reizes, typisch wiederkehren. Aber es wäre doch ein Gewinn, wenn diese ohnehin gleichbleibende Organverstärkung erblich würde. Einmal wegen der Vereinfachung des Betriebes. Dann aber auch, weil es ja möglich ist, daß die im individuellen Leben erzielbare Verstärkung den Ansprüchen des erhöhten Gebrauches noch nicht voll genügt: in welchem Falle die Einprägung des im individuellen Leben erworbenen Verstärkungsgrades für künftige Generationen eine Stufe liefern würde, von der aus sie ihrerseits die Verstärkung weiterhin steigern könnte.

Und ganz besonders wertvoll wäre das Gegenspiel dieser Einrichtung: die Fähigkeit, Organe, die infolge von Nichtgebrauch im Individuum geschwächt und verkleinert worden sind, erblich zu reduzieren. Dann sänke das überflüssig gewordene Organ, ein bloßer Ballast, im Laufe der Generationen von Stufe zu Stufe, bis es total verschwände. Und nichts könnte für einen Stamm von Organismen nützlicher sein als eine solche Fähigkeit, das, was im Wechsel einer langen Stammesgeschichte für ihn unbrauchbar wird, rasch und gründlich über Bord zu werfen.

Zur Ausführung dieser Art von stammesgeschichtlichem Lernen in positivem und negativem Sinne, deren Naturwirklichkeit eine der wichtigsten Lehren der Lamarckianer bildet, wäre etwa folgender Mechanismus erforderlich. Diejenigen Organe oder Organteile, für die die Lernfähigkeit gilt, besitzen eigene Determinanten im Keimplasma und stehen mit denselben in dauerndem chemischen Rapport. Auf Grund dieser Beziehung löst die im Individuum erzielte Verstärkung oder Verminderung des Organs eine bleibende Änderung der Determinante aus, die zwar in qualitativer Hinsicht maschinenmäßig vorbereitet, in ihrem Grade aber von dem des funktionellen Reizes (oder seiner Folge: der individuellen Organveränderung) abhängig ist. Diese Keimplasmaänderung äußert sich in einer entsprechenden erblichen Verstärkung oder Reduktion des Organs. — Es ist wohl zuzugeben, daß ein solcher Anspruch die Grenzen des physikochemisch Möglichen nicht überschreiten würde.

Vererbter Rhythmus.

Schwieriger wäre schon, sich einen Mechanismus vorzustellen, der einen bestimmten Rhythmus dem Keimplasma einprägen könnte, so daß die Spezies lernte, den Rhythmus, der früher auf regelmäßiger Wiederkehr eines äußeren Reizes beruhte, fortan erblich zu produzieren. Semon nimmt an, daß eine solche Einprägung bei den periodischen Schlafbewegungen gewisser Pflanzen, deren Rhythmus, wie er fand, nicht bloß durch Licht- und Dunkelreize ausgelöst wird, sondern teilweise erblich ist, geschehen sei. — Hier müßte die längere oder kürzere Dauer der regelmäßigen Perioden, in denen das Geschöpf von einem gewissen Reize getroffen wird und typisch auf ihn reagiert, entsprechende quantitative Veränderungen in einem Keimplasmamechanismus zur Folge haben, der eigens für diesen Fall berechnet wäre. Nimmt man an, es werde im Laufe der ganzen, zwischen je zwei Reaktionen liegenden Zeit irgendein chemischer Stoff erzeugt und durch die Reaktion zerstört, so könnte die je nach der Dauer der Periode wechselnde Menge dieses Stoffes das adäquate Mittel sein, das das Keimplasma mit dem verlangten Erfolge änderte. Wie anderseits auch die ontogenetische Reproduktion des erblichen Rhythmus wohl darauf beruhen müßte, daß ein bestimmter Reizstoff, von dem je ein gewisses Quantum zur Auslösung der einzelnen Reaktion erforderlich ist, kontinuierlich in typischer Geschwindigkeit geliefert wird.

Vererbte Gewohnheit.

Noch sehr viel komplizierter wäre die Einprägung einer neuen, zeitlich geordneten Kombination „gegebener" Einzelbewegungen, — der primitivsten Form, in der die Einprägung neuer Bewegungen, analog den Verhältnissen der Nachahmung, überhaupt geschehen könnte. Daß solche wirklich vor-

kommt, hält Semon für gewiß. Z. B. können nach ihm die allbekannten, notorisch erblichen Duck- und Flatterbewegungen, die ein badender Vogel produziert, nicht durch zufällig-zweckmäßige Variation, sondern nur durch unmittelbare Einprägung der von den Individuen vieler Generationen auf Reize hin ausgeführten Gesamtbewegung entstanden sein. Und es ist zuzugeben, daß es zweckmäßig wäre, Bewegungskombinationen, die ungeheuer oft vollzogen werden, weil die betreffenden Einzelreize in dieser selben Gruppierung immer wiederkehren, stammesgeschichtlich zu „mechanisieren"; nämlich so, daß künftig die ganze Kombination in typischer Reihenfolge zur Ausführung käme, sobald das erste Glied der Reihe auf den ihm zugehörigen Reiz hin eingetreten ist. Aber wie sollte das geschehen? Daß eine Einzelbewegung, die sich sehr oft wiederholt, zuletzt das Keimplasma in Mitleidenschaft zöge und eine bestimmte Veränderung in ihm zur Auslösung brächte, ließe sich denken: es müßte durch jede dieser Bewegungen ein Reiz, z. B. ein chemischer Stoff, geliefert werden, der sich im Keimplasma allmählich akkumulierte und seine auslösende Wirkung nicht eher entfaltete, als bis er, nach einer angemessenen Zahl von Wiederholungen, eine bestimmte Menge oder Stärke erreicht haben würde. Und weiter: durch eine gewisse neue Kombination solcher Bewegungen könnte, die Existenz der nötigen Auswahl von Elementarmechanismen vorausgesetzt, die gleiche Kombination von Einprägungen ausgelöst werden. Warum aber in derselben zeitlichen Reihenfolge, ist schwer zu begreifen. Das „Echorezept", mit dessen Hilfe das Individuum eine ihm neue Folge gesehener Bewegungen nachahmen kann, wäre keinesfalls anwendbar.

Einprägung neuer Kombinationen gegebener Elementarobjekte im Verhalten.

Ganz anders das Bild im Reiche des Verhaltens. Während Einprägungen der hier besprochenen Art auf stammesgeschichtlichem Gebiet im besten Falle spärlich und nirgends wirklich bewiesen sind (denn die Möglichkeit der Entstehung durch zufällig-zweckmäßige Variation läuft immer nebenher), spielt solches Lernen im tierischen Verhalten offenkundig die allergroßartigste Rolle. Die Fülle und Mannigfaltigkeit der Einzelformen erlaubt, hier eine Stufenleiter von immer steigender Kompliziertheit zusammenzustellen, die von verhältnismäßig einfachen Geschehnissen bis zu den meistbewunderten Leistungen lebender Organismen emporführt. Wobei die Zunahme an Kompliziertheit weniger auf das Konto der Einprägungsvorgänge selbst zu setzen ist, als vielmehr darauf, daß diese sich häufen und kombinieren, und daß sie mit anderen Leistungen: unmittelbar-zweckmäßigen und Überproduktionen, zu äußerst komplexen Gesamtvorgängen verwoben werden. Ich habe diese Stufenfolge an anderer Stelle etwas genauer analysiert und beschränke mich daher auf eine knappe Kennzeichnung der wichtigsten Etappen.

Instinktive Einprägung.

Eine Biene, die beim Suchen in Feld und Wiesen gute Beute, vielleicht eine Gruppe honigreicher Blüten gefunden hat, kehrt nach Abgabe ihrer Tracht zu dieser Stelle zurück. Es darf angenommen werden, daß in der erfolgreichen Biene — dem Falle der lernenden Ameise analog — ein Mechanismus aktiviert worden ist, der sie zwingt, nach derjenigen Lokalität zurückzufliegen, deren

optischer Bildreiz zur Zeit des Erfolges ihr Auge getroffen hatte. Dieser die Wiederholung des nützlichen Erlebnisses gewährleistende Mechanismus ist von Haus aus fast komplett. Die qualitative Form der künftigen Bewegung ist fertig präformiert, das zur Einprägung bestimmte Sinnesorgan und der Anreiz zur Einprägung sind vorgesehen, die Elemente der Retina durch Nervenbahnen mit den betreffenden Muskeln verknüpft. Was fehlt, ist lediglich das Detail des optischen Lokalreizes, in diesem Falle eine dem Tiere neue, räumlich geordnete Kombination gegebener Elemente. Indem nun das Bild der Lokalität auf eine bestimmte Kombination von Retinaelementen wirkt, prägt es sich diesen oder den zugehörigen Ganglienzellen ein, das heißt, es stimmt sie so, daß sie in Zukunft auf den Gesamtreiz des gleichen Bildes mit Auslösung der passenden Flugbewegung reagieren.

Kinästhetische Reize.

Ganz ähnlich liegt die Sache, wenn eine Krabbe lernt, den Weg, der sie von einer bestimmten Stelle aus zufällig zum Futter führte, später zu wiederholen. Was aber in diesem Falle zur Einprägung kommt, ist eine besondere und für die Weiterentwicklung des tierischen Lernens ungemein wichtige Art von inneren Reizen: nämlich die zeitlich geordnete Folge von „kinästhetischen" Einzelreizen, die bei dem Marsche des Tieres in seinen Muskeln und Gelenken von dort vorhandenen Sinnesorganen aufgenommen und in der Form von Stimmungen eine Weile bewahrt werden. Unter dem Reize des Futterfindens werden diese flüchtig aufgenommenen Stimmungen zu längerer Dauer eingeprägt. Wenn nun die kinästhetischen Sinnesorgane von Haus aus so mit motorischen Bahnen verbunden sind, daß jedes von ihnen diejenige Muskelkontraktion, durch die es selber gereizt wird, seinerseits auszulösen vermag, so kann eine chronologisch geordnete Kombination von Einprägungen dieser Elementarmechanismen später, etwa nach dem „Echorezept", den Eintritt der gleichen Bewegungsreihe zur Folge haben.

Ebenso besteht die Möglichkeit, daß das Tier eine Bewegungsreihe, die ihm schädlich war, z. B. es in eine Sackgasse führte, künftig zu vermeiden lernt. Durch das Erlebnis der mechanischen Hemmung würde einerseits das kinästhetische Reizbild der vorausgegangenen Gesamtbewegung eingeprägt, anderseits ein vorbereiteter und an die kinästhetischen Organe angeschlossener Mechanismus aktiviert werden müssen, der bei der Wiederholung der gleichen Folge von Bewegungen und inneren Reizungen den Fortgang dieser Bewegung zweckmäßig unterbräche.

Eliminierendes Suchen.

Negative, bewegungshindernde Mechanismen dieser Art können in ihrer Verbindung mit passenden Einprägungen zu einer äußerst wertvollen Verbesserung des Suchens dienen. Es wurde früher gezeigt, daß diese in roher Anwendung gar zu verschwenderische Methode des Suchens sich dadurch verfeinern läßt, daß die bestimmt erfolglosen Zeiten des Suchens und Grade der Abweichung ausgeschlossen werden. Von einer besonderen Regelung der Richtung des Suchens war keine Rede: diese blieb während der ganzen Dauer dem Zufall anheimgestellt, und es mochte geschehen, daß die Bewegung eine Stelle, an der bereits erfolglos gesucht worden war, mehrmals berührte. Prägt sich aber ein Tier den kinästhetischen Gesamtreiz einer erfolglos verlaufenen Such-

bewegung oder das Bild eines vergeblich besuchten Ortes negativ, d. h. im Anschluß an den Verhinderungsmechanismus ein, so konzentriert es sein Suchen mehr und mehr auf das Gebiet, wo der Treffer liegt, und erhöht seine Aussicht, ihn bald zu finden. Eine Methode, die ich als „eliminierendes Suchen" bezeichnen möchte.

Verallgemeinerung des Lernens.

In den bisher genannten Fällen war der Lernvorgang auf eine ganz bestimmte Situation berechnet und wurde durch einen programmäßig festgelegten Reiz, z. B. Futterfinden, in Gang gebracht. Es mußte aber von Vorteil sein, die Lernfähigkeit zu verallgemeinern: das Tier so einzurichten, daß es bei nützlichen und schädlichen Erlebnissen, auch wenn sie unvorhergesehen sind, sich dasjenige einprägt, was eine Wiederholung der guten und künftige Vermeidung der schlimmen bewirken kann. Hierzu gehört vor allem die Fähigkeit, nützliche und schädliche Erlebnisse als solche voneinander und von den gleichgültigen zu unterscheiden, — eine Aufgabe, die schwieriger scheint, als sie ist. Ein nützliches, der Wiederholung würdiges Erlebnis wird immer von einem Folgezustande, wie Nahrungsgewinn, Ruhe, hemmungsloser Ablauf eines Instinktes usw. begleitet sein. Und es ist denkbar, daß die in Betracht kommenden, nicht allzu vielen, wohlcharakterisierten Folgezustände als Auslösungsursachen einer gleichen Anzahl von Lernmechanismen vorgesehen sind. Diese Mechanismen müßten die das Ergebnis begleitenden kinästhetischen oder äußeren Reize oder beides derart zur Einprägung bringen, daß die Bewegung wiederholt oder der eingeprägte äußere Reiz in Zukunft mit einer positiven Reaktion beantwortet wird. Umgekehrt würden die Folgezustände schädlicher Erlebnisse: Nahrungsmangel, Verletzung, Hemmung oder Erfolglosigkeit eines Instinktes usw. Einprägungen bewirken können, die künftig zur Vermeidung der damals ausgeübten Bewegungsfolge oder zur negativen Fluchtreaktion auf eingeprägte Signalreize führen.

Spiel.

War diese wichtige Fähigkeit des Lernens aus unvorhergesehenen Erfahrungen einmal hergestellt, so lohnte es sich, das Tier die Erfahrungen suchen zu lassen, indem es nach dem Prinzip der Schrotflinte beliebige Bewegungen des eigenen Leibes oder fremder Objekte überproduziert. Was sich bei solchem „Spiel" (Groos) als zufällig nützlich oder schädlich erweist, gelangt zur Einprägung.

Anderseits kann die Methode des „Spiels" auch wieder verwendet werden, um die Gelegenheit zu ganz bestimmten Einprägungen zu produzieren. So führt z. B. das menschliche Kind mit Brustkorb, Kehlkopf usw. im Überschuß Bewegungen aus, als deren Folge zuweilen ein Ton erklingt. Den Reiz des „gehörten" Tones aber prägt es sich gleichzeitig mit den kinästhetischen Residuen seiner eigenen Stimmbewegungen derartig ein, daß künftig die für den gleichen Ton empfänglichen Elemente des Gehörorgans durch kinästhetische Zentren mit denjenigen motorischen verbunden sind, die eben diesen Ton erklingen lassen. Damit hat das Kind einen Elementarmechanismus zur Nachahmung eines bestimmten Tones de novo hergestellt. Schafft es sich deren viele,

so erlangt es, nach früher besprochenem Rezept, die Möglichkeit, neue Tonfolgen nachzuahmen, die ein Erwachsener ihm vorspricht.

Auf ähnliche Weise erwirbt das Kind auch neue Elementarmechanismen zur Nachahmung „gesehener" Bewegungen. Es ballt im Spiel sein Händchen und prägt sich den kinästhetischen Reiz mit dem optischen Bilde zusammen ein. Nun kann es diese Bewegung, wenn jemand sie ihm vormacht, imitieren. Nachdem es eine genügende Auswahl solcher Elementarmechanismen erworben hat, ahmt es Bewegungskombinationen nach, die es zum ersten Male sieht.

Physiologische Abstraktion.

Die nächste große Stufe stellt die „Verallgemeinerung des Gelernten" dar: so nannte ich die Fähigkeit, aus Reihen ähnlicher Erfahrungen das Wesentliche und Wichtige, für die betreffende Klasse von Dingen oder Vorgängen Bezeichnende herauszufinden, gleichsam vom Nebensächlichen zu „abstrahieren" und das „Abstrakte" sich in zweckmäßiger Verknüpfung einzuprägen. Diese gewiß erstaunliche, unschätzbar wertvolle Fähigkeit ist in kausaler Hinsicht, wie Roux, Semon u. a. zeigten, von überraschender Anspruchslosigkeit. Diejenigen Eigenschaften, die für eine ganze Klasse wesentlich sind, den „Begriff" dieser Klasse ergeben, sind ihre konstanten Eigenschaften. Und nichts ist begreiflicher, als daß bei wiederholter Erfahrung mit Einzeldingen oder Einzelvorgängen der Klasse ihre konstanten Merkmale sich öfter und darum stärker als ihre nebensächlichen und schwankenden einprägen werden, oder auch, daß schließlich nur noch die wesentlichen, „begrifflichen" Merkmale der Klasse im Ursachengetriebe des Gelernten enthalten sind.

Mit dieser Fähigkeit der (physiologischen) „Abstraktion", die die betreffenden Erfahrungen in der erreichbar einfachsten und dennoch wirksamsten Form zur Einprägung bringt, ist gleichzeitig ein Mittel gewonnen, den Schatz der nutzbaren Erfahrungen in unbegrenzter Weise auszudehnen und auszubauen.

Das Lernen braucht nicht mehr auf unmittelbar nützliche und schädliche Erlebnisse beschränkt zu sein. Es lohnt nun auch, beliebige Dinge und Vorgänge, die regelmäßig miteinander oder nacheinander geschehen und auf des Tieres Sinne wirken, in ebensolcher Verbindung einzuprägen. So entsteht, im Überschuß produziert, ein Vorrat von Erfahrungen, gleichsam von „Kenntnissen" über die Welt und ihre Zusammenhänge, die bei Gelegenheit als Bindeglieder zwischen verwandten Eindrucksreihen nützliche Wirkungen entfalten können.

Physiologische Phantasie und Überlegung.

Wird die Zahl der Eindrücke gar zu groß, als daß der Anreiz einer drängenden Situation sogleich die passende Erfahrung treffen und aktivieren könnte, so ruft die (physiologische) „Phantasie", eine neue Verwendung des Schrotflintenprinzipes, aufs Geratewohl viele von ihnen auf den Plan. Die aktivierten Eindrucksreihen bringt sie „suchend" mit dem Reize der Situation in Kontakt, bis eine genügend passende gefunden ist, die den Mechanismus schließt. Ein Verfahren, das man besonders dann als physiologische „Überlegung" bezeichnen könnte, wenn durch Verwendung des „eliminierenden Suchens" dafür Sorge getragen ist, daß einmal fruchtlos verlaufene Kontaktversuche weiterhin ausgeschlossen werden.

Die Phantasie dient ferner dazu, den Schatz vorhandener Einprägungen zweckmäßig zu organisieren. Indem sie sich, auch ohne dringendes Bedürfnis, im „Spiel" betätigt, bringt sie allerhand zufällige Kombinationen von Eindrücken hervor, wobei sich bald hier bald dort eine Ähnlichkeit, eine begriffliche Beziehung ergibt und eingeprägt wird. Die Fülle der so geschaffenen neuen Mechanismen erleichtert und verfeinert den Ablauf künftiger „Überlegungen".

Mechanisierung des Überlegten

Wenn aber die äußere oder innere Situation, in der ein zweckmäßiger Geschehensplan durch „Überlegung", d. h. durch Überproduktion gesucht und gefunden wurde, öfter wiederkehrt, so muß es — in Analogie mit früher betrachteten Fällen — zweckmäßig sein, den komplizierten Vorgang zu mechanisieren, die Überlegung, das Suchen durch Einprägung des zufällig gefundenen Zusammenhanges auszuschalten. In Zukunft folgt auf den Reiz, der früher zur Überlegung führte, sogleich die passende Reaktion: der Vorgang ist „auswendig gelernt", „mechanisch geworden".

Hiermit aber gewinnt er diejenige Form, die als die denkbar vollkommenste aller erhaltungsfördernden Geschehensarten bezeichnet wurde: die „unmittelbar-zweckmäßige". Äußerlich angesehen, ist die mechanisierte Überlegungsleistung einem angeborenen, unmittelbar-zweckmäßigen Instinkte gleich, durch ihre komplizierte Entstehung im individuellen Leben jedoch von ihm verschieden.

Und liegen die letzten Leistungen, zu denen die Stufenleiter des Lernens hinanführt, die längst als „intelligent" bezeichnet werden können, noch im Bereiche des Mechanistischen?

Die Kraft zu mechanistischer Detailerklärung hält mit dem ungeheuren, auf jeder Stufe sich potenzierenden Zuwachs an Kompliziertheit, der hier vorausgesetzt wird, nicht mehr Schritt. Was aber feststeht, ist, daß jene obersten Stufen durch keine scharfe Grenze von einfachen Lernvorgängen geschieden sind. Dann muß nach dem Prinzipe der Sparsamkeit angenommen werden, daß dieses ganze weite Gebiet des Lernens in kausaler Beziehung homogen, d. h. mechanistisch erklärbar ist.

Einprägung neuer Elementarobjekte.

B. Einprägung neuer Elementarobjekte. Es bleibt zu untersuchen, ob etwa vorhandene Fälle von Lernen, bei denen das Einzuprägende dem Stamme oder Individuum völlig fremd, ein neues Elementarobjekt oder eine Kombination von solchen wäre, sich mechanistisch begreifen lassen. Die Antwort lautet, wie bei der Frage nach analogen Formen der Nachahmung, fast ohne Vorbehalt negativ.

Die Schwierigkeit läge nicht darin, daß das dem Tiere oder Stamme gänzlich fremde einprägungswürdige Objekt unter zahllosen gleichgültigen Erlebnissen herausgehoben, „erkennbar" gemacht werden müßte. Es wurde ja schon gezeigt, daß die besonderen Folgezustände, mit denen ein nützliches oder schädliches Erlebnis des Individuums verbunden ist — Sättigung oder Nahrungsmangel, Ruhe oder Störung usw. —, die Rolle des Anreizes zur Ein-

prägung recht wohl übernehmen können. Das gilt auch für die Stammesgeschichte. Es wäre denkbar, daß ein Erlebnis, das generationenlang wiederkehrt und immer von „nützlichen" oder „schädlichen" Folgezuständen begleitet war, zuletzt in irgendeiner spezifischen Art das Keimplasma veränderte.

Aber die große Frage wäre die: Wie kann das völlig Fremde, für dessen besondere Qualität das Tier oder der Stamm gar kein Organ besitzt, derartig modifizierend auf Keimplasma oder Ganglienzellen wirken, daß bei der späteren Anwendung das gleiche Qualitative wiederum, fördernd oder hemmend, in Erscheinung tritt? Das dürfte auf mechanistische Weise, wenn nicht durch reinen Zufall, ganz unmöglich sein.

Ein Beispiel aus der Stammesgeschichte soll es verdeutlichen. Das wachsende Ärmchen der Unkenlarve durchbricht zu einer bestimmten Zeit die Kiemendeckelhaut, von der es bis dahin überlagert wurde. Dieser Durchbruch stellt aber nicht etwa einen Akt gewaltsamer Zerreißung dar. Sondern der Kiemendeckel schafft, wie Braus entdeckte, selber den Weg für den Durchtritt des Ärmchens, indem die Hautzellen der betreffenden Stelle sich erst verdünnen, dann schwinden. Und Spemann glaubt, daß das ein Fall von dem sei, was ich „Einprägung" nenne: ursprünglich passiv, sei das in der Ontogenese der Unken vielmals wiederholte nützliche Erlebnis, die Dehnung und Durchbohrung der Kiemendeckelhaut, zuletzt durch eine entsprechende Veränderung des Keimplasma erblich geworden.

Wenn nun ein fertiger Mechanismus vorhanden wäre, der jede regelmäßig eintretende, lokale Verdünnung von Hautzellen so auf deren spezielle Determinanten wirken ließe, daß sie, auf Grund einer vorausbestimmten Reaktionsfähigkeit, zur erblichen Produktion verdünnter Zellen übergingen, so wäre der Vorgang mechanistisch ebensogut begreifbar, wie die stammesgeschichtliche Einprägung einer lokalen Verhornung auf Grund eines abgepaßten Vererbungsmechanismus. Aber Spemann macht diese Annahme nicht. Er scheint sich vorzustellen, daß hier ein rein somatisches, dem Keimplasma völlig inadäquates Geschehnis erblich geworden sei.

Träfe dies zu, so hielte ich den Versuch, den Vorgang mechanistisch zu erklären, für aussichtslos. Daß von dem „Erlebnis", der oft wiederholten, passiven Hautdurchbohrung, eine Reihe spezifischer Veränderungen bis an das Keimplasma, ja bis zur Determinante der betroffenen Hautstelle führte und so eine erbliche ontogenetische Veränderung der gleichen Stelle der Haut zur Folge hätte, könnte man glauben. Aber alle diese Veränderungen wären in qualitativer Hinsicht, wie das Erlebnis selber, improvisiert. Und daß aus einer solchen Kette improvisierter Änderungen nun gerade wieder eine Verdünnung und Zerreißung der Hautzellen mit Notwendigkeit hervorgehen sollte, ist mechanistisch nicht einzusehen.

Und ebenso im tierischen Verhalten. Damit ein nutzbares Erlebnis irgendwelcher äußeren oder inneren Art zum Zwecke des Lernens eingeprägt werden kann, wird immer vorausgesetzt, daß fertige Mechanismen vorhanden sind, die

ihrer Beschaffenheit nach das Qualitative des Erlebnisses oder seiner Elemente aufnehmen und im Sinne späterer Reproduktion oder Vermeidung weiter verwenden können. Gleichviel, ob diese Mechanismen angeboren oder selber erst durch Lernvorgänge im individuellen Leben erworben worden sind.

Lernen aus gänzlich Unbekanntem geht über die Grenzen des mechanistisch Erklärbaren ebenso hinaus wie Nachahmung völlig neuer Modelle.

VI. Die Entstehung der Mechanismen.

Es darf angenommen werden, daß die in Abschnitt III bis V zusammengestellte Auswahl möglicher Mechanismen genügt, um alle Hauptarten zweckmäßigen Geschehens an sich zu erklären, — vielleicht sogar größer ist, als hierzu nötig wäre. Aber damit ist die Frage, ob die Zweckmäßigkeit überhaupt mechanistisch erklärbar sei, noch nicht gelöst. Es muß zuvor entschieden werden, ob und inwieweit auch die Entstehung der Mechanismen auf mechanistische Weise möglich war.

Dieses genetische Problem ist ein Problem der Stammesgeschichte. Zwar wurde gezeigt, daß im Gebiete des Lernens gewisse „Mechanismen" innerhalb des individuellen Lebens neu gebildet werden. Aber diese — bereits erklärten — Neuerwerbungen sind eben die Folge von Lernmechanismen, die ihrerseits angeboren, d. h. in strukturellen und funktionellen Besonderheiten des Keimplasma begründet sind. Und angeboren oder dem Keimplasma eingeboren sind auch die Mechanismen des übrigen Verhaltens sowie der ontogenetischen und stammesgeschichtlichen Entwicklung. Die Keimplasmamechanismen, nach deren Ursprung wir fragen, müssen also samt und sonders als zweckmäßige Keimplasmaänderungen aufgetreten sein. Und unsere Aufgabe ist, zu untersuchen, ob das auf mechanistische Weise geschehen konnte.

1. Die Entstehung der Mechanismen als Wahrscheinlichkeitsproblem.

In kategorischer Form ist die gestellte Frage ohne weiteres zu bejahen. Alle die Einrichtungen aus Ontogenie und Stammesgeschichte, deren physikochemische Begreifbarkeit dargelegt wurde, können durch die echt mechanistische Geschehensform des reinen Zufalls — durch zufällige, an sich fehlerhafte Abänderung des Keimplasma — in die Erscheinung getreten sein.

Die prinzipielle Möglichkeit dieser Begründung ist zweifellos. Dennoch läßt sich von einer besonderen Seite her ein Einwand gegen sie erheben: Man kann behaupten, daß die Erklärung durch reinen Zufall nicht oder zu wenig oder nicht durchweg „wahrscheinlich" sei. Und wer die ungeheure Zahl der benötigten Mechanismen, die fabelhafte Kompliziertheit vieler von ihnen bedenkt, wird die Verpflichtung, diesen Einwand sehr ernst zu prüfen, nicht bestreiten wollen.

Die Frage nach der Entstehung der Mechanismen ist also ein Problem der Wahrscheinlichkeit. Damit gelangt die Untersuchung — leider — auf ein Gebiet, dem es an Schärfe der möglichen Entscheidungen fehlt und immer fehlen wird. Wahrscheinlichkeiten lassen sich zwar scharf berechnen, wenn man

die Zahl der möglichen Fälle und ihr Verhältnis zu der der Treffer kennt. Davon aber ist auf biologischem Gebiete keine Rede. Wir kennen die fraglichen Ziffern nicht nur nicht genau, wir haben nicht einmal eine halbwegs klare Vorstellung von ihnen. So fällt dem subjektiven Ermessen des einzelnen die ausschlaggebende Rolle zu. — Es bleibt nichts übrig, als sorgsam alles zusammenzutragen, was die Wahrscheinlichkeitsverhältnisse in möglichster Annäherung zu schätzen erlaubt: vielleicht ist das Ergebnis — sei es positiv oder negativ — dennoch für eine starke Mehrheit der Forscher befriedigend.

Nieten und Treffer.

A. Nieten und Treffer. Natürlich ist die Wahrscheinlichkeit, daß Mechanismen zweckmäßigen Geschehens rein zufällig auftreten sollten, immer sehr gering, zumeist verschwindend. Wäre es möglich, sie ziffernmäßig auszudrücken, so erhielte man Quotienten, deren Nenner von ungeheurer Größe wären. Aber das macht nichts aus, wenn nur die Zahl der überhaupt vorhandenen Abänderungen ebenso groß oder noch größer ist. Eine Wahrscheinlichkeit von $1 : 10^{1000}$ ist unter 10^{2000} Fällen beinahe Sicherheit. — Es fragt sich also vor allen Dingen, zu welcher Größenordnung die Zahl der überhaupt vorkommenden Fälle von zufälliger Keimplasmaänderung ungefähr gehört.

Wären von Anbeginn alle gezeugten Individuen am Leben geblieben, hätten weitergezeugt und Stämme gebildet, dann würde die Menge des einst und jetzt vorhandenen, individuell zerteilten Keimplasma und damit auch die Zahl der möglichen Fälle von Keimplasmaänderung eine so alles Maß übersteigend ungeheure sein, daß sie den denkbar winzigsten Wahrscheinlichkeitsquotienten mehr als gewachsen wäre. Ja selbst im engeren Kreis bestimmter, verhältnismäßig „junger" Fälle, die auf ein unvergleichlich knapperes Material von Möglichkeiten angewiesen sind, käme man reichlich aus. Der ontogenetische Mechanismus, der die Flügel der *Kallima* in Form und Farbenmuster dem welken Blatte ähnlich macht, kann erst entstanden sein, seitdem es Falter gibt. Dennoch: wenn alle je geborenen Falter sich fortgepflanzt hätten, so wäre die Gesamtzahl derer, die früher gelebt haben und heute leben, noch immer unfaßbar groß. Und niemand brauchte sich zu wundern, wenn in der kolossalen Masse von räumlich und zeitlich verteiltem, änderungsfähigem Falterkeimplasma sich irgendwo und irgendwann, plötzlich oder in kleinen Schritten diejenige Modifikation zufällig gebildet hätte, deren sichtbares Ergebnis das Blattmuster der Individuen ist.

Der Kampf ums Dasein.

Aber die Zahl der Individuen und Stämme, die wirklich gelebt und änderungsfähiges Keimplasma in sich getragen haben, ist im Verhältnis zu solchen Summen und Massen verschwindend gering. Der ungeheure Rest, der allergrößte Teil des Keimplasma, das hätte leben und sich ändern können, ist ausgeschieden. Seine somatischen Träger oder deren Ahnen unterlagen im „Kampf ums Dasein", wurden von fremden Wesen verzehrt, durch Mangel an Raum und Nahrung, durch Katastrophen vernichtet. Dadurch erhält die Frage, ob zufällig-zweckmäßige Bildung der Mechanismen wahrscheinlich sei, ein sehr verändertes Gesicht.

In absolutem Sinne ist die Gesamtzahl der möglichen Keimplasmaänderungen — im ganzen, wie im speziellen Kreise — ja immer noch riesengroß. Und wenn es sich um einfache Mechanismen und mäßige Abweichungen handelt, ist sie wohl häufig groß genug, um den Wahrscheinlichkeitsquotienten ihrer zufälligen Entstehung in sich aufzunehmen. Warum sollte z. B. der ontogenetische Mechanismus, der dem Rüssel des Windigs seine Extralänge von 8 cm gibt, nicht unter Billionen von Schwärmern, die Rüssel von ähnlicher Länge bereits besaßen, rein zufällig entstanden sein?

Aber bei stärkeren und komplizierten Neuerungen fällt die enorme Verminderung der überhaupt vorhandenen Fälle, die durch den Kampf ums Dasein verschuldet wird, entscheidend ins Gewicht. Wenn auch die Menge der Falter, die wirklich gelebt haben, immer noch riesig ist: daß unter ihnen der ganze reiche Komplex von Einzelheiten in Form und Farbe, der den Flügel der *Kallima* zum Abbild eines welken Blattes macht, durch bloßes Spiel des Zufalls aufgetreten sei, mag niemand glauben. Hier und in zahllosen anderen Fällen ist zuzugeben, daß der rein zufällige Eintritt der zweckmäßigen Keimplasmaänderung, an der Gesamtzahl der überhaupt geschehenen Änderungen gemessen, nicht mehr wahrscheinlich wäre.

B. Die Selektion. Nun hat aber auf die numerischen Verhältnisse der Organismenwelt ein Faktor eingewirkt, dessen Berücksichtigung die Zufallsfrage abermals in stark verändertem Licht erscheinen läßt: das schon den Alten bekannte, von Darwin der Welt in seiner ganzen Macht vor Augen gestellte Prinzip der „Selektion".

Die Selektion

Selektion ist eine besondere, gleichsam feinere Art der Vernichtung im Kampf ums Dasein. In seiner rohesten Form zerstört der Daseinskampf die Individuen ohne jede Wahl. Die minder radikal vorgehende Selektion vernichtet nur, was unter den bestehenden Verhältnissen in körperlicher Hinsicht erhaltungsunfähig ist: die Stämme und Individuen, die zufällig-schädliche Neuerungen ausgebildet oder an nützlichen nicht teilgenommen haben und so der Konkurrenz gegenüber in Nachteil geraten sind. Das vielumstrittene und doch so selbstverständliche Prinzip ist also in der Tat, was ihm die Gegner der mechanistischen Naturerklärung zuweilen vorgeworfen haben: ein bloß zerstörendes, rein negatives. Es unterdrückt die Nieten; weiter nichts. Hierdurch aber verschleiert die Selektion das wirkliche, für die Wahrscheinlichkeitsberechnung maßgebende Verhältnis zwischen der Menge des nützlich organisierten und der des überhaupt vorhandenen Keimplasma. Sie täuscht eine Engigkeit des Spielraums vor, in der der glückliche Zufall sich nicht so, wie hier verlangt wird, betätigen könnte.

Also wird es die Aufgabe der Untersuchung sein, der Zahl der möglichen Fälle von Keimplasmaänderung denjenigen Betrag, um den sie durch die Selektion zu unrecht gekürzt worden ist, wieder hinzuzufügen, und danach festzustellen, ob die ermittelte Gesamtzahl den Ansprüchen der Wahrscheinlichkeit nunmehr genügt.

Konzentrierung des Zweckmäßigen.

Im Lichte dieser Umrechnung erklärt sich zunächst ohne weiteres, daß unter den erblich bedingten Lebensvorgängen das zweckmäßige Geschehen sich nicht, wie man erwarten sollte, nur spärlich zeigt, sondern im Gegenteil (neben einer Minderzahl schädlicher oder zweckloser Vorgänge, wie etwa der ontogenetischen Herstellung gleichgültiger Details der Zeichnung oder Form) bei weitem die überragende Rolle spielt. Indem die Selektion den wuchernden Bestand an minderwertigem und schädlich geändertem Keimplasma ständig reduzierte, die Mechanismen erhaltungsfördernden Geschehens in gleichsam konzentrierter Lösung übrigließ, hat sie das jetzige, die Zufallshypothese anscheinend ausschließende Mißverhältnis nachträglich und trügerisch hergestellt.

Züchtung.

Zweitens aber und vor allem ist die Berücksichtigung der Selektion geeignet, die zufällige Entstehung komplizierter Mechanismen dadurch wahrscheinlicher zu machen, daß sie die Zahl der zur Berechnung kommenden überhaupt vorhandenen Fälle enorm erhöht: nämlich dann, wenn die betreffenden Mechanismen „gezüchtet" worden sind. Unter „natürlicher Züchtung" verstehen wir die Besonderheit, daß eine komplizierte Neuerung nicht plötzlich in ihrer vollendeten Form erscheint, auch nicht allmählich durch kleine, aber noch nicht nutzbare Schritte herbeigeführt wird, sondern in Stufen entsteht, die schon als solche die Erhaltung fördern.

Die eigentümliche Wirksamkeit dieses Faktors möge durch ein schematisch einfach gehaltenes Beispiel veranschaulicht werden. Gesetzt, bei einer Tierart bestände jede Generation aus 100 Individuen; jedes lieferte 100 Keime, von denen also je 99 vor Eintritt der Reife vernichtet würden; am Keimplasma dieser Art träte durch reinen Zufall eine nutzbringende Neuerung auf, die sich aus zwei voneinander unabhängigen Einzelheiten A und B zusammensetzte; und die Wahrscheinlichkeit der zufälligen Bildung betrage für A und B je 1 : 1000. Dann wäre die Wahrscheinlichkeit der Kombination AB nach allbekannten Regeln 1 :1000000, gleichviel, ob die Neuerung in zwei getrennten Schritten oder auf einmal erfolgen würde.

Wenn nun die Einzelheiten A und B jede für sich nutzlos sind, die Neuerung erst in der Verbindung AB erhaltungsfördernd wirkt, dann kann das Auftreten eines von ihnen, z. B. des Merkmals A, einmal unter 1000 überlebenden Individuen, d. h. nach längstens zehn Generationen erwartet werden, der Eintritt der ganzen nützlichen Neuerung AB aber erst unter einer Million, d. h. nach 10000 Generationen.

Ganz anders, wenn jedes der Merkmale A und B an sich schon nützlich ist, oder gar, wie hier der Klarheit halber angenommen werden soll, das Überleben des betreffenden Individuums unbedingt garantiert. Dann würde, wie vorhin, nach zehn Generationen auf eins der Merkmale, zum Beispiel A, zu rechnen sein. Hierauf aber änderte sich das Verhältnis. Da das mit A behaftete Individuum unbedingt überlebt, und seine Nachkommenschaft desgleichen, so ist die nächste, spätestens elfte Generation aus lauter A-Individuen zusammengesetzt; ebenso alle folgenden. In einem Stamme von Tieren, die sämtlich A besitzen, beträgt aber

die Wahrscheinlichkeit, daß noch das Merkmal B hinzutritt, 1:1000. Das heißt, die Kombination AB kann nach zehn weiteren Generationen erwartet werden. Das macht im ganzen 20 Generationen bei stufenweis-nutzbarer gegen 10000 bei plötzlicher Entstehung der zweigliedrigen nützlichen Neuerung.

Natürlich ist der relative Unterschied in anderen, minder schematischen Fällen nicht ganz so groß. Die Nützlichkeit der einzelnen Stufen wird nahezu niemals allen, sondern nur einem gewissen, zumeist sehr kleinen Prozentsatz der damit ausgerüsteten Individuen das Überleben sichern, und es bedarf dann jedesmal einer Reihe von Generationen, in deren Verlauf die kleine Neuerung sich prozentual vermehrt, bis sie vom ganzen Individuenbestande der Art Besitz ergriffen hat. Aber auch so bleibt die Erhöhung der Wahrscheinlichkeit noch außerordentlich. Es ist, als finge der Züchtungsvorgang die glücklichen Zufälle, die sich in äußerster Spärlichkeit über das ungeheure Feld der möglichen Individuen verteilen, ein, zöge sie, wie durch einen Trichter, in die schmale Bahn der wirklich lebenden und brächte sie dort bequem und sicher zur Vereinigung.

Onto-mechanismen und Phylo-mechanismen.

C. Ontomechanismen und Phylomechanismen. Unter solchen Umständen muß das Bestreben der ökonomisch gesinnten Wissenschaft darauf gerichtet sein, möglichst zu zeigen, daß jede hochgradige Neuerung „gezüchtet", d. h. in kleinen, aber schon nützlichen Schritten zur Ausbildung gelangt sein kann. Und dieser Nachweis wurde für viele somatische Bildungen längst einwandfrei erbracht.

Das Auge des Wirbeltieres, genauer der ontogenetische oder, wie ich kurz sagen will, der „Ontomechanismus", der es im Individuum produziert, braucht nicht plötzlich oder in vielen, aber zunächst noch nutzlosen Stufen entstanden zu sein. Denn die vergleichende Anatomie lehrt eine Folge durchaus funktionsfähiger Stufen kennen, die von lichtempfindlichen Hautzellen über Grubenaugen zu Linsenaugen führt, und die den Hauptetappen einer völlig lückenlosen stammesgeschichtlichen Skala entsprechen könnte. — *Kallima* kann ihre Blattähnlichkeit in vielen kleinen Schritten erworben haben: schon diese wirkten erhaltungsfördernd; besonders, weil auch die Fähigkeit der Vögel, die Bilder von Blättern und Schmetterlingen gut zu unterscheiden, erst stufenweise herangewachsen ist. — Der Flügel eines Vogels, einer Fledermaus, hatte zwar als Instrument des freien Fluges noch keinen Wert, bevor er die nötige Größe und Tragkraft erreichte: zu dieser aber konnte er, da seine früheren Größenstufen nach Art eines Fallschirmes nützlich waren, schrittweise gezüchtet sein. — Und so ist ferner bewiesen worden, wie die sozialen Instinkte der Bienen und Ameisen, die Mechanismen der Mosaikentwicklung, der Regeneration, des Lernens aus Erfahrung und viele andere Dinge in lauter kleinen, nutzbaren Schritten entstehen konnten.

Nun halte ich für gewiß, daß der enorm erhöhte, durch den Beweis des Gezüchtetseins erzielte Wahrscheinlichkeitsgrad auch skeptischen Beurteilern für manche der komplizierten Fälle nunmehr genügt. Ob aber für alle? Auch für die höchstkomplizierten, z. B. *Kallima*? Das wird von vielen sehr lebhaft bestrit-

ten werden! Und selbst der größte Optimist hat wohl noch leise Zweifel. Denn freilich, so unermeßlich groß, als wenn die je geborenen Individuen sich sämtlich fortgepflanzt hätten, ist die Zahl der jetzt zur Berechnung kommenden Fälle noch lange nicht.

So bleibt es denn ökonomische Pflicht, nach Möglichkeit weitere Hilfsmittel heranzuziehen, die die Wahrscheinlichkeit zweckmäßiger Keimplasmaänderungen vermehren können. Als solche aber stehen, solange auf zwecktätige Faktoren verzichtet wird, nur noch die Mechanismen stammesgeschichtlich-zweckmäßigen Geschehens — ich nenne sie „Phylomechanismen" — bereit, die im vorigen Abschnitt hypothetisch angenommen und als an sich möglich erkannt worden sind. Ein Phylomechanismus, der das rein zufällige Sichverändern desselben Keimplasma zweckmäßig organisiert, vermehrt die Chancen günstiger ontogenetischer Neuerungen. Ein unmittelbar-zweckmäßiger Phylomechanismus kann solche direkt garantieren.

Nun ist, wie vorhin schon erwähnt, gewiß, daß auch die stammesgeschichtlichen Mechanismen durch reinen Zufall entstehen konnten. Wenn aber die Berufung auf ihr Vorhandensein die Bildung nützlicher Ontomechanismen wahrscheinlicher machen soll, müßte vor allem bewiesen werden, daß die Entstehung der Phylomechanismen, oder wenigstens des einen oder anderen von ihnen, selber wahrscheinlich war. An dieser speziellen Frage hängt jetzt der Fortgang der ganzen Angelegenheit.

2. Die Entstehung der Phylomechanismen.

Die Wahrscheinlichkeit der Entstehung von Phylomechanismen.

A. Die Wahrscheinlichkeitsfrage. Der Anfang ist nicht ermutigend. Ein Blick auf die besonderen Verhältnisse der Stammesgeschichte lehrt, daß zufällige Bildung von Phylomechanismen im ganzen weniger wahrscheinlich ist, als die von ontogenetischen.

Zwar ist die zur Verfügung stehende Summe in Zeit und Raum verteilten, änderungsfähigen Keimplasmas genau die gleiche. Und daß in dieser Masse irgendwo und irgendwann eine zufällige Änderung geschehen soll, die das künftige Verhalten des Keimplasma selbst zweckmäßig beeinflußt, ist an und für sich nicht unwahrscheinlicher, als die rein zufällige Bildung ontogenetischer Neuerungen.

Es ist ferner gewiß, daß auch die stammesgeschichtlichen Mechanismen der Selektion unterliegen: nicht unmittelbar, aber doch mittelbar. Tritt irgendwo an einem Zweige des Keimplasmastammbaumes ein Mechanismus auf, der diesem selben Keimplasma die Fähigkeit zweckmäßiger Selbstveränderung verleiht, so bringt zwar der Mechanismus den Individuen, die ihn in sich tragen, keinen direkten Gewinn. Aber sie werden bei nächster Gelegenheit, z. B. einem Umschwunge klimatischer Verhältnisse, mit Hilfe ihres phyletischen Mechanismus die Keimplasmagrundlage einer somatischen Verbesserung erzielen können, die ihrem Stamme in irgendeinem Grade das Überleben sichert. Erhält sich die neu entstandene Art, so überlebt mit ihr und in ihr zugleich der Phylomechanismus, dem sie ihr Dasein zu danken hat.

Allein die konzentrierende, anreichernde Wirkung der Selektion, deren Berücksichtigung die Wahrscheinlichkeit zufällig-zweckmäßiger Keimplasmaänderungen im allgemeinen so sehr erhöht, kommt doch den stammesgeschichtlichen Mechanismen nicht in demselben Maße zugute wie den ontogenetischen. In der Betriebsform der beiderlei Mechanismen besteht ein offenkundiger Unterschied. Ontogenetische Keimplasmamechanismen betätigen sich ungeheuer oft: in Tausenden und Hunderttausenden sich folgender Generationen erzeugen sie die gleiche körperliche Eigenschaft unter genau oder fast genau gleichen äußeren Bedingungen. Ein Phylomechanismus hingegen wirkt nur dann, wenn sich die Art mit seiner Hilfe ändert; d. h. viel seltener; und in der Regel unter Bedingungen, die sich inzwischen mehr oder minder stark verschoben haben. Dieser Unterschied bedingt in zwei besonderen Fällen verminderte Wirksamkeit der Selektion in der Stammesgeschichte.

Die Rolle der Selektion ist nicht darauf beschränkt, die frisch entstandenen Mechanismen aus einer Masse von minderwertigem Keimplasma herauszuheben und ihre Verbreitung über den ganzen Raum der Art zu ermöglichen, sondern sie tritt auch bei ihrer dauernden Erhaltung in Tätigkeit. Jeden erzielten Fortschritt bedroht ja die kaum vermeidbare Neigung des Keimplasma, sich richtungslos, was hier nur heißen kann: in falscher Richtung, zu verändern. Und wenn ein nützlicher Mechanismus nicht ständig unter Kontrolle bleibt, nicht immer wieder durch Selektion auf seine Brauchbarkeit geprüft und ausgesondert wird, so muß er früher oder später durch Mißwachs und Abbröckelung und zufällige Zerstörung der etwa intakt gebliebenen Minderheit zugrunde gehen.

Nun ist, was ontogenetische Mechanismen betrifft, kein Mangel an solchen Prüfungen. Die körperliche Eigenschaft, die sich in einer Generation als nützlich bewährt, wird in der nächsten und vielen folgenden abermals und immer wieder durchgeprüft. Dafern der Mechanismus nicht etwa in seiner ganzen Verbreitung degeneriert, schafft ihm die Selektion, indem sie das wuchernde Unkraut der Fehlformen beseitigt, immer wieder Raum und läßt ihn nicht verschwinden, solange er eben erhaltungsfördernd ist. Ein stammesgeschichtlicher Mechanismus wird in weit höherem Grade von der Gefahr der spontanen Abbröckelung und Auflösung bedroht. Daß eine blühende neue Art durch seine Vermittlung entstanden ist und auch ihn selber zunächst geschützt und verbreitet hat, hilft ihm nicht auf die Dauer: er kann im Keimplasma seines eigenen Stammes, während der von ihm gelieferte Ontomechanismus fleißig geprüft und erhalten wird, unbeachtet untergehen. Um selber präsent zu bleiben, braucht er rechtzeitige Gelegenheit zu abermaliger Betätigung. Das heißt, der Stamm, dem er angehört, müßte in passenden, nicht zu langen Zwischenräumen neuerdings und wiederholt in Lebenslagen kommen, in denen eine Veränderung, wie der betreffende phyletische Mechanismus sie eben leisten kann, von Nutzen ist. — Und gibt es solche Fälle? Das hängt im allgemeinen von der Verwendungsbreite der Mechanismen ab. Ein stammesgeschichtlicher Apparat, der sich in vielerlei Lagen nutzbringend gebrauchen läßt, hat gute Aussicht auf

wiederholte Betätigung. Je spezialisierter aber der Mechanismus ist, desto geringer wird im Durchschnitt seine Chance sein, wiederholt geprüft und hierdurch erhalten zu werden. — Nun wäre aber ein stammesgeschichtlicher Mechanismus, der nach vollbrachter Leistung alsbald von der Bildfläche verschwände, für die Wahrscheinlichkeitsrechnung des zweckmäßigen Geschehens fast ohne Wert: Die einmalige somatische Verbesserung, die er vermittelt hat, könnte wohl in den meisten Fällen mit gleicher Wahrscheinlichkeit direkt entstanden sein.

Und aus demselben Grunde hat auch der mächtige Faktor, der sonst die Chancen der komplizierten Mechanismen so sehr erhöht, die stufenweise Züchtung, auf dem rein stammesgeschichtlichen Gebiete kein günstiges Wirkungsfeld. Auch hier ist Häufigkeit der Prüfungen das erste Erfordernis, das zweite: annähernde Gleichförmigkeit der Prüfungsbedingungen. Beides ist in der Geschichte der Ontomechanismen immer und reichlich erfüllt, viel knapper und seltener bei phylogenetischen.

So ergibt sich im ganzen folgendes. Die Annahme, daß stammesgeschichtliche Mechanismen durch Zufall aufgetreten seien, ist, soweit es sich um komplizierte Mechanismen oder um solche von spezialisierter Verwendbarkeit oder gar um beides handelt, im allgemeinen nicht sehr wahrscheinlich; — zu wenig jedenfalls, als daß die zweifelhafte Wahrscheinlichkeit der komplizierten Ontomechanismen durch sie erhöht werden könnte. Aber diese Beschränkung stellt anderseits einen Freibrief dar, stammesgeschichtliche Mechanismen von einfacher Konstruktion und vielseitiger Verwendbarkeit getrost als wirklich vorhanden anzunehmen. Auch ist ja nicht ausgeschlossen, daß unter besonders günstigen Umständen einzelne komplizierte und spezialisierte Phylomechanismen wahrscheinlich sind.

Phylomechanismen des Suchens.

B. Phylomechanismen des organisierten „Suchens". Vor allen Dingen kann der erste wichtige Schritt, der das Entstehen des Zweckmäßigen in der Stammesgeschichte aus dem Bereiche des reinen Zufalls, der gänzlich unvorgesehenen Veränderungen heraushebt, ohne Zögern unternommen werden: die Annahme einer ad hoc vorhandenen Produktion von Abweichungen, einer organisierten „aktiven Variabilität". Daß irgendein Keimplasma durch Zufall die Neigung erhält, sich stärker oder öfter zu verändern, als ohnedem geschehen würde, ist eine sehr anspruchslose Forderung und keinesfalls unwahrscheinlich. Es wäre im Gegenteil kaum zu begreifen, wenn in der ungeheuren Auswahl beliebiger Veränderungen, die das Gesamtkeimplasma hervorgebracht hat, nicht auch diese besondere Eigenschaft gelegentlich aufgetreten wäre; einmal oder auch hundert- und tausendmal. Und wenn der Mechanismus der aktiven Variabilität einmal entstanden war, so konnte er dauernd oder doch für lange, lange Zeit erhalten werden; denn seine Verwendbarkeit und Nützlichkeit bei allen stammesgeschichtlichen Verbesserungen war ja die denkbar unbeschränkteste.

Aber fast das Gleiche gilt von mehreren der im vorigen Abschnitt behandelten Mechanismen zur feineren Ausgestaltung der stammesgeschichtlichen

Überproduktion. Ein Mechanismus, der die Gefahr exzessiver Variationen dadurch vermindert, daß er der Labilität des Keimplasma gewisse Schranken setzt, ein anderer, der den Abweichungsschritten ein angemessenes, nicht gar zu kleines Durchschnittsmaß sichert oder ein orthogenetisches Fortschreiten der Veränderungen bewirkt, — das sind Dinge, die durch zufällige Keimplasmaänderung recht wohl entstehen und, einmal gebildet, infolge ihrer sehr allgemeinen Verwendbarkeit erhalten werden konnten.

Auch der als denkbar nachgewiesene „Mechanismus des biogenetischen Grundgesetzes", der den Eintritt embryonaler Variationen erschwert oder verhindert und dadurch exzessive Abweichungen der Somata vermeiden hilft, wäre wohl einfach genug, um zufällig zu entstehen. Seine Verwendbarkeit würde jedenfalls eine fast universelle sein. — Letzteres träfe in völlig gleichem Maße für den verbündeten Phylomechanismus zu, der frisch produzierten Keimplasmaneuerungen die Fähigkeit der Assimilation und erbgleichen Teilung verschaffen sollte. Ob freilich eine solche Einrichtung in maschineller Hinsicht nicht gar zu anspruchsvoll wäre, um noch wahrscheinlich zu sein, steht dahin. Man weiß zu wenig von ihren Voraussetzungen; vor allem nicht, ob etwa jene Fähigkeiten den in Betracht kommenden Eiweißkörpern nicht schon von Haus aus, ganz oder teilweise, eigentümlich sind.

Ziemlich verwickelt und doch, in Anbetracht der ungeheuren Menge überhaupt vorhandener Fälle, noch immer wahrscheinlich wäre der Apparat, der ein Keimplasma befähigte, nur in den Fällen des wirklichen, durch einen Reiz signalisierten Bedarfs, dann aber um so reichlicher, zu „variieren". — Sind doch auf ontogenetischem Gebiet zahllose Mechanismen zur zweckmäßigen Reaktion auf passende Reize aufgetreten, ohne daß man sich viel darüber wunderte.

Zweifelhaft aber könnte es sein, ob auch ein Mechanismus der „physiologischen Isolation", bei der die Variationen von korrelativen Veränderungen der mit der Begattung und Befruchtung zusammenhängenden Eigenschaften begleitet sind, noch als genügend wahrscheinlich zu bezeichnen wäre. Hätte der hierfür angegebene, recht komplizierte Apparat auf einmal entstehen müssen, wohl kaum. Aber er könnte in Stufen gezüchtet sein: der anspruchvollste Teil der ganzen Einrichtung, der Umstand nämlich, daß die der Fortpflanzung dienenden Organe, Instinkte usw. durch eigene Determinanten im Keimplasma vertreten sind, war vielleicht längst vorhanden, aus Gründen der ontogenetischen Nützlichkeit stufenweise herangezüchtet, ehe der stammesgeschichtliche Mechanismus als letzter und nun nicht allzuweiter Schritt hinzukam.

Auf ähnliche Weise mochte der Mechanismus des „Mendelschen Gesetzes" als Ausgestaltung eines zytologischen, ursprünglich anderen Zwecken dienenden Apparates aufgetreten sein. Und die Befruchtung selber, die aller Wahrscheinlichkeit nach auf irgendeine Art zur Organisation des stammesgeschichtlichen Suchens in Beziehung steht, war wohl in ihrer primitivsten Form, als bloßer Zusammenfluß zweier Plasmaleiber, anspruchslos genug, um einmal oder öfter durch Zufall zu entstehen. Ihre spätere Verfeinerung und ungeheure Ver-

breitung kann, auf Grund einer universellen Nützlichkeit, durch Züchtung und Selektion erreicht worden sein.

Kurzum, ich halte die früher beschriebenen Mechanismen des stammesgeschichtlichen Suchens, oder doch manche von ihnen, oder andere von ähnlicher Beschaffenheit und Leistungsfähigkeit, für wirklich vorhanden. Ihr zufälliger Eintritt ist glaubhaft genug, z. T. sogar sehr wahrscheinlich. Ihrer Züchtung, Anreicherung und dauernden Erhaltung steht nichts im Wege.

Das Keimplasma hört damit auf, in seiner stammesgeschichtlichen Veränderung das bloße Objekt des blinden Zufalls zu sein. Vielmehr erscheint es als ein Organ der stammesgeschichtlichen Verbesserung, das aktiv und auf geschickte Weise „sucht" und unvergleichlich höhere Aussicht hat, zu „finden".

Phylomechanismen unmittelbar-zweckmäßigen Geschehens.

C. Phylomechanismen des unmittelbar-zweckmäßigen Geschehens. Natürlich gilt die vermehrte Wahrscheinlichkeit nicht bloß für die Entstehung ontogenetischer Verbesserungen: auch die Beschaffung von weiteren und feineren Mechanismen der Stammesgeschichte selbst rückt durch die Einführung des organisierten phyletischen Suchens in neues Licht. So darf man jetzt mit größerem Vertrauen der Frage nähertreten, ob die Entstehung stammesgeschichtlicher Mechanismen zur unmittelbar-zweckmäßigen Keimplasmaänderung, wie solche im vorigen Abschnitt als an sich denkbar nachgewiesen wurden, wahrscheinlich sei.

Was a priori gegen die unmittelbar-zweckmäßigen Phylomechanismen spricht, ist der naturgemäß enge Spielraum ihrer Verwendbarkeit, ihre Einstellung auf ganz bestimmte stammesgeschichtliche Situationen, in denen das, was sie leisten, eben unmittelbar zweckmäßig ist: hierdurch wird ihre Aussicht auf dauernde Erhaltung, wie auch die Möglichkeit ihrer Züchtung herabgesetzt. Aber das gilt nur im allgemeinen. Das Bedenken fiele hinweg, sobald die betreffende spezialisierte Situation, was immerhin möglich ist, die Eigenschaft besitzt, im Laufe der Stammesgeschichte sich oft und in genügend kurzen Zwischenräumen zu wiederholen.

Vielleicht gehört der erste im vorigen Abschnitt als möglich erkannte Fall: ein Keimplasma, das auf den Eintritt kalten Klimas mit erblicher Produktion von dichterem Haarkleid reagiert, in diese Kategorie. Daß oftmals wiederholter Wechsel von wärmerem und eiskaltem Klima in manchen Ländern wirklich stattgefunden hat, ist ja gewiß. Und wenn die Zwischenräume nicht etwa größer gewesen sind, als die Beständigkeit eines phyletischen Keimplasmamechanismus, so würde gegen die Wahrscheinlichkeit seiner Bildung und dauernden Erhaltung kaum etwas Triftiges einzuwenden sein. — Aber es lohnt sich wohl, die Art, wie diese Bildung erfolgt sein könnte, als Paradigma solchen Geschehens und seines Unterschiedes von der Entstehungsgeschichte eines gleichsinnigen Ontomechanismus etwas genauer ins Auge zu fassen.

Die Heimat einer Anzahl um Raum und Nahrung konkurrierender Säugetierarten nimmt langsam polares Klima an. Auf den Reiz der Bedrängnis hin

beginnen die organisierten Keimplasmen kräftig zu „suchen", Variationen nach allen Richtungen hin auszubilden. In dieser generationenlang sprudelnden Quelle neuer Formen tritt fast unvermeidlich auch eine Keimplasmasorte auf, die auf Grund einer kleinen Verschiebung im Bereiche der Hautdeterminanten Individuen mit etwas dichterem Haarkleid entstehen läßt. Sie überlebt, ihre Neuerung verbreitet sich und wird durch Züchtung gesteigert, und endlich entsteht eine neue, erhaltungsfähige Art mit dickem Pelz. Neben dieser durch ihren ontogenetischen Keimplasmamechanismus unmittelbar gesicherten Art ist unter der Menge der Variationen auch eine Sippe mit einem phyletischen Mechanismus aufgetreten: einem Keimplasma von der besonderen Eigenschaft, auf dauernden Kältereiz mit inneren Veränderungen zu reagieren, durch die die Haardeterminante in eine Pelzdeterminante verwandelt wird. Da der erforderliche Kältereiz vorhanden ist, betätigt sich alsbald der frisch entstandene Mechanismus und liefert eine zweite pelztragende und dauerfähige Art. Auch diese Spezies überlebt. Doch hat die erste, da ihre Methode der Pelzbildung wahrscheinlicher war und rascher zum Ziele führte, bei weitem den Vorrang eingenommen. — Nun wird das Klima wieder wärmer, und die zwei Arten gehen, diesmal beide durch ontogenetisch wirkende Keimplasmaänderung, zur Ausbildung kurzhaariger Stämme über: die Pelzdeterminanten verschwinden. — Hierauf neue Kälteperiode. Der erste, an Individuen- und Artenzahl noch immer mächtigere Stamm muß sich aufs Suchen verlegen, was ihm genau so sauer wird wie das erstemal. Der schwächere Konkurrent jedoch, dessen phyletischer Mechanismus sich in einigen Sippen intakt erhalten hat, schafft sich in wenigen Generationen den warmen Pelz und schlägt den andern Stamm aus dem Felde. Wenn nicht sogleich, so doch beim Eintritt der nächsten oder übernächsten Kältezeit.

Die oftmalige Wiederholung des Klimawechsels ließe vielleicht sogar die stufenweise Züchtung eines komplizierteren, auf solchen Wechsel berechneten Phylomechanismus zu. Und wenn auf diese Art ein Tierstamm entstanden wäre, der auf den Reiz der Kälte nicht bloß ein dichtes, sondern auch weißes, der Schneelandschaft ähnliches Haarkleid, auf Wärmereiz ein dünnes und braunes erblich produzierte, — welche Überraschung für die Wissenschaft! Ein vitalistisch gesinnter Forscher, der sich im Experiment von dieser Fähigkeit der unmittelbar-zweckmäßigen Reaktion, der „direkten Anpassung" überzeugte, erblickte darin gewiß den klarsten Beweis zwecktätigen Geschehens. Und dennoch könnte alles auf rein mechanistische Weise zugegangen sein.

Ob etwa noch ein anderer der früher als denkbar bezeichneten unmittelbar-zweckmäßigen Phylomechanismen, auch aus dem Sondergebiete der Nachahmung, den Forderungen entspricht, unter denen seine Bildung und Erhaltung wahrscheinlich wäre, bleibe dahingestellt. Sicherlich gilt es nicht für den zweiten dort genannten Fall: den stammesgeschichtlichen Mechanismus, der einem zur Pflanzenkost übergehenden Fleischfresser auf den Reiz dieser Änderung hin die Keimplasmagrundlage eines omnivoren Gebisses unmittelbar verschaffen könnte. Denn einerseits wäre ein solcher Phylomechanismus, der eine nicht geringe

Menge ontogenetischer Einzelheiten zu bestimmen hätte, sehr kompliziert, und anderseits würde auf häufige Wiederholung der passenden „Situation", des Überganges zur gemischten Ernährung, kaum zu rechnen sein.

Immerhin sehen wir jetzt das Arsenal der Phylomechanismen um ein zwar selten verwendbares, dafür aber eigentümlich leistungsfähiges Instrument bereichert; ein neues Mittel der mechanistischen Erklärung, das in bedenklichen Fällen nicht außer acht zu lassen wäre.

Phylomechanismen des Lernens.

D. Phylomechanismen des Lernens. Endlich die große Frage, ob mit genügender Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, daß stammesgeschichtliche Mechanismen des Lernens aus Erfahrung entstanden und in Wirksamkeit geblieben sind, um, als feinstes aller phyletischen Instrumente, die Bildung weiterer nützlicher Keimplasmaänderungen herbeizuführen.

Wie in den früheren Fällen, so hängt auch hier die Entscheidung vor allem davon ab, ob diejenige stammesgeschichtliche Situation, in der ein möglicher Phylomechanismus sich nutzbringend betätigen könnte, oft genug wiederkehrt; nur wenn dies zutrifft, besteht die Wahrscheinlichkeit, daß er dauernd erhalten, und, falls er kompliziert ist, daß er gezüchtet wurde. — Die Prüfung ergibt, daß die Verhältnisse für Mechanismen des stammesgeschichtlichen Lernens sehr ungünstig sind.

Am meisten Aussicht auf vielfache Betätigung hat allemal, wie sich zeigte, ein Mechanismus von möglichst vielseitiger Verwendbarkeit. — Ist das nicht eine Forderung, die gerade bei Mechanismen des phylogenetischen Lernens leicht und oft erfüllt sein könnte? In jedem Erlebnis, das für die Erhaltung im Guten oder Schlimmen wichtig ist, liegt a priori doch die Möglichkeit, aus ihm zu lernen: das Keimplasma so zu verändern, daß je nachdem die positive Wiederholung des Erlebten oder seine negative Vermeidung für künftig gewährleistet wird. Auch haben wir schon früher das allgemeine Mittel kennen gelernt, das, wie den Individuen, so auch dem Keimplasma die Möglichkeit verschaffen könnte, nützliche und schädliche Erlebnisse von gleichgültigen und voneinander zu unterscheiden: es brauchte nur einem der „Folgezustände", von denen die günstigen und schädlichen Erlebnisse naturgemäß begleitet sind, z. B. ungewohnt reichlicher Ernährung, die Rolle des Reizes zugewiesen zu sein, der den phyletischen Lernmechanismus in Gang zu bringen hätte. Und in besonders geeigneten Fällen ließe sich irgendein ganz spezieller, das günstige Erlebnis ständig begleitender Vorgang als signalisierender Reiz verwenden. Wenn es z. B. nützlich ist, gewisse Leistungen, die sich durch viele Generationen auf äußere Reize hin wiederholt haben, phyletisch zu „mechanisieren", so könnte eben diese häufige Wiederholung als Reiz zu positiver Einprägung in Gebrauch genommen sein.

Allein, wenn es auch sicher ist, daß gute Gelegenheit zum stammesgeschichtlichen Lernen sich häufig bietet und daß die erforderlichen Reize hinreichend allgemein und einfach wären, um eine kräftige Wirkung der Selektion, soviel an ihnen liegt, zu ermöglichen, — die für die Reaktion bestimmten Mechanismen selber entsprächen diesen Forderungen um so weniger. Und zwar

gerade darum, weil es sich um Mechanismen der Einprägung handelt. Denn solche haben die Eigenschaft, um so komplizierter zu sein, je allgemeiner sie sind!

Jede Einprägung setzt, wie wir sahen, einen abgepaßten, für die Qualität des Einzuprägenden oder doch seiner „Elemente“ abgestimmten Mechanismus voraus. Wäre nun die stammesgeschichtliche Lernfähigkeit in einem Falle so eng spezialisiert, daß sie mit einem einzigen, qualitativ im voraus bekannten Geschehnis rechnete, so könnte der zu seiner Einprägung bestimmte Apparat verhältnismäßig einfach sein. Je vielseitiger aber das Lernvermögen, je größer die Zahl der qualitativ verschiedenen Einzelgeschehnisse, zu deren eventueller Einprägung das Keimplasma befähigt werden soll, um so größer die Fülle der abgepaßten Einzel- oder Elementarmechanismen, die hierzu nötig wären. Und um der ungeheuren Mannigfaltigkeit einprägungswürdiger Erlebnisse, die einem Stamme widerfahren können, nur einigermaßen gewachsen zu sein, bedürfte sein Keimplasma eines Gesamtlernmechanismus von riesenhafter Komplikation. — Also hätte man die Wahl zwischen zwei gleich ungünstigen Möglichkeiten. Als Ganzes genommen, wäre ein hinreichend vielseitiger Phylomechanismus des Lernens enorm kompliziert und hätte in den beengten Verhältnissen der Stammesgeschichte verschwindend geringe Aussicht, gezüchtet zu werden. Für sich betrachtet aber wären die Einzelmechanismen viel zu spezialisiert, als daß, von Ausnahmefällen abgesehen, auf häufige Wiederholung der für sie passenden Situation, d. h. ihre dauernde Erhaltung, mit einiger Wahrscheinlichkeit zu rechnen wäre.

Wenn man nunmehr die kleine Auswahl von Phylomechanismen der Einprägung, die ich im vorigen Abschnitte als an sich denkbar bezeichnet hatte, ins Auge faßt, so findet man die wenig günstige Prognose durchaus bestätigt.

Lokale Verhornung.

Ein Keimplasmamechanismus, der generationenlang wiederkehrende lokale Verhornungen erblich macht, wäre als Ganzes allgemein genug, um in der langen und wechselvollen Stammesgeschichte der Wirbeltiere oftmals gebraucht zu werden: er könnte der Reihe nach die erbliche Verhornung an Zehen- und Fingerspitzen, Fußballen und Sohlen, das Auftreten von Stirn- und Nasenhörnern, von allerhand Schwielen, die Umbildung der Nägel in Hufe usw. veranlaßt haben, bis er endlich auch die Handgelenke des Warzenschweines zur erblichen Verhornung brächte. Um aber so vielseitig lokalisierter Wirkung fähig zu sein, müßte er aus einer Menge qualitativ verschiedener Elementarmechanismen bestehen: chemisch vermittelten Beziehungen einzelner Hautbezirke zu ihren Determinanten. Und diese stark spezialisierten Elementarmechanismen hätten ihrerseits nur wenig Aussicht auf wiederholte Betätigung. Die erbliche Verhornung des Handgelenkes beim Warzenschwein geschah vermutlich sogar zum allerersten Mal. Wie hätte da Züchtung oder wiederholte Prüfung für das Vorhandensein des nötigen Lernmechanismus sorgen können? Ein nur für Handgelenksverhornung tauglicher Spezialapparat müßte entweder gerade zu der Zeit, in der man ihn brauchte, als deus ex machina aufgetreten sein; oder er hätte sich, falls er ein paar Millionen Jahre zu früh ent-

standen wäre, durch reinen Zufall solange in der schmalen Ahnenreihe des Warzenschweines unverändert erhalten müssen. Und aus den gleichen Gründen konnte ein allgemeiner Gesamtmechanismus der lokalisierten Verhornung, der unter anderen auch dieses spezielle Element enthielte, nicht wohl gezüchtet worden sein. — Unter solchen Umständen wäre die Annahme, daß die Verhornung am Handgelenk des Warzenschweines der Ausdruck eines durch zufällig-zweckmäßige Keimplasmaänderung direkt entstandenen Ontomechanismus sei und sich durch Selektion allmählich über den ganzen Artbestand verbreitet habe, gewiß wahrscheinlicher.

Gebrauch und Nichtgebrauch.

Noch deutlicher tritt die Ohnmacht der Selektion bei dem an zweiter Stelle genannten Falle in Erscheinung: dem Phylomechanismus, der die erbliche Einprägung der durch gesteigerten Gebrauch erzielten Verstärkung eines Organs vermitteln sollte. Ein solcher Mechanismus wäre als Ganzes von allgemeinster Verwendbarkeit, könnte sich in manchen Stämmen fast bei jedem Wechsel der Lebensbedingungen erhaltungsfördernd betätigt haben. Aber er bedürfte für jedes Organ, auf das sich seine Wirksamkeit erstrecken soll, eines eigenen, von allen übrigen qualitativ verschiedenen Elementarmechanismus. Damit ist wiederum gesagt, daß weder die Züchtung des Mechanismus im ganzen, noch die dauernde Bereitschaft seiner Elementarmechanismen wahrscheinlich wäre.

Und das so ganz besonders vielversprechende Gegenstück: der Phylomechanismus zur völligen Vernichtung der überflüssig gewordenen Organe, macht vollends die Probe aufs Exempel. Hier könnte jeder Elementarmechanismus nur ein einziges Mal zur Verwendung kommen. Er wäre für immer gegenstandslos, sobald er sein Objekt, das zugehörige Organ, vernichtet hätte. Es müßte denn später — ein äußerst unwahrscheinlicher Fall — genau die gleiche Determinante abermals aufgetreten und wiederum dem Nichtgebrauch anheimgefallen sein. — Wenn unter solchen Umständen auf regelmäßige oder auch nur einigermaßen häufige Inanspruchnahme eines Phylomechanismus der völligen Rudimentation verzichtet werden muß, so ist das für die ökonomisch-mechanistische Hypothese zwar unbequem, aber nicht gefährlich. Denn erstens würde der rudimentierende Phylomechanismus doch nur an solchen Organen funktionieren können, bei denen eben Nichtgebrauch zur ontogenetischen Verkümmerung führt, wie Muskeln, Nerven, nicht aber bei Chitingebilden: so daß die hier vorkommenden Fälle totaler Vernichtung doch jedenfalls auf andere Weise erklärt werden müßten. Und zweitens steht für alle Fälle, einschließlich der letztgenannten, ein Mittel zur Verfügung, das zwar nicht ganz so zielgewiß, dafür aber wahrscheinlicher wäre. Unter den Variationen einer Art, die durch ein überflüssiges Organ belastet ist, tritt zufällig ein Keimplasma auf, worin die Determinante des Organs die orthogenetische Disposition besitzt, sich langsam aufzulösen. Solange die hierdurch bedingte fortschreitende Verkleinerung des überflüssigen Organs in irgendeinem Grade, z. B. durch Ersparnis, nützt, wird der betreffende Stamm durch Selektion erhalten und über den Raum der ganzen Art verbreitet. Ist aber schließlich das Organ derartig reduziert, daß eine wei-

tere Verkleinerung nicht mehr erhaltungsfördernd, d. h. „selektionswürdig" wäre, so wirkt der orthogenetische Zerstörungsmechanismus dennoch weiter, bis er sein Werk vollendet hat.

Hiernach erübrigt sich, auf andere, an sich schon kompliziertere Fälle genauer einzugehen. Und vollends natürlich die Untersuchung derjenigen, bei denen der erforderliche Ontomechanismus von vornherein unmöglich wäre.

Die „Vererbung erworbener Eigenschaften".

Bevor aber die Akten über das stammesgeschichtliche Lernen ganz geschlossen werden, bedarf es noch eines Seitenblickes auf eine der meistumstrittenen biologischen Rätselfragen: Die Frage nach der „Vererbung vom Individuum erworbener Eigenschaften". Beide Probleme fallen eine Strecke weit zusammen; aber nicht ganz.

Der Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften wird weiter und enger gefaßt. Einige Forscher, wie Plate, rechnen zu ihr auch Fälle, in denen eine bestimmte Sorte von Determinanten an zweierlei Stellen, im Soma und im Keimplasma, durch ein und dasselbe Erlebnis des Individuums, z. B. starke Abkühlung, getroffen und gleichsinnig verändert wird. In solchen Fällen muß auch die Wirkung jeder dieser Determinanten auf das ihr unterstellte Organ die gleiche sein. Das heißt, die neue Eigenschaft, die an dem erlebenden Individuum durch die Veränderung der somatischen Determinante erstmalig hervorgebracht wird, kehrt bei seinen Nachkommen auf Grund der gleichsinnigen Veränderung der Keimplasmadeterminanten erblich wieder. Mit dem Problem des aktiven Lernens hat diese Geschehensform, die von Weismann zuerst beschrieben, von Detto als „parallele Induktion" bezeichnet wurde, nichts zu tun.

Beschränkt man aber, wie hier geschehen soll, mit Weismann den Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften auf solche Fälle, in denen eine vom Individuum erworbene somatische Eigenschaft ihrerseits auf das bis dahin unberührte Keimplasma wirkt und dieses fähig macht, die gleiche Eigenschaft in Zukunft erblich zu reproduzieren („somatische Induktion"), so ist der Begriff in einer Hinsicht noch immer erheblich weiter, als der des phyletischen Lernens: insofern nämlich, als dieser letztere per definitionem nur zweckmäßiges Geschehen ins Auge faßt, während im Rahmen der „Vererbung erworbener Eigenschaften" neben nützlichen auch gleichgültige und sogar schädliche Vorgänge angenommen werden. — In anderen Punkten wiederum ist der Begriff des phylogenetischen Lernens der weitere. Bei der Vererbung erworbener Eigenschaften handelt es sich immer um positive Wiederholung, und zwar von Eigenschaften des Individuums; bei jenem aber würde von vornherein auch negatives, vermeidendes Lernen, sowie das Lernen aus stammesgeschichtlichen Erlebnissen nicht ausgeschlossen sein.

Trotz dieser teilweisen Differenz sind aber beide Fragen zu nahe miteinander verwandt, als daß das Für und Wider der einen Seite nicht wichtig für die andere wäre. Ich lege darum in Kürze dar, inwieweit die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften durch das Ergebnis der vorstehenden Ana-

lyse beeinflußt wird, und ob etwa für das letztere eine Ergänzung oder Widerlegung von jener Seite her zu erwarten sei.

Gründe für und wider.

Wer heutzutage Gegner einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist, der stützt sich immer noch in erster Linie auf dasjenige Argument, mit dem einst Weismann den früher herrschenden arglosen Glauben, daß individuelle Veränderungen, z. B. auch Verstümmelungen, vererbbar seien, von Grund aus erschüttert hatte: die Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, sich einen solchen Vorgang auf mechanistisch-physiologische Weise vorzustellen.

Demgegenüber führen die Freunde der Vererbung erworbener Eigenschaften dreierlei ins Feld. Erstens wird gesagt, daß der Vorgang solcher Vererbung keineswegs unmöglich, sondern in dieser oder jener Form, in chemischer, nervöser oder „dynamischer" Vermittlung denkbar sei. Zweitens glaubt man die Wirklichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften erschließen zu dürfen: gewisse erbliche Merkmale sollen, weil vollkommen nutzlos und so dem Einfluß der Selektion entzogen, nur durch Vererbung erworbener Eigenschaften erklärbar sein. Drittens stützt sich die Partei auf viele, z. T. sehr schöne Versuche, z. B. von Standfuß und Kammerer, bei denen irgendein am Individuum erzeugtes Merkmal in seiner Nachkommenschaft wiederkehrte.

Möglichkeit oder Unmöglichkeit.

Von alledem berührt sich die Alternative, ob eine Vererbung erworbener Eigenschaften möglich oder unmöglich sei, am innigsten mit dem Gedankengange der vorliegenden Untersuchung. Und wenn wir zunächst nur solche Vererbungsfälle ins Auge fassen, die dem Geschöpfe nützlich sind, so ist die Frage nach ihrer mechanistischen Denkbarkeit durch unser eigenes, genau die gleichen Dinge betreffendes Ergebnis unmittelbar gelöst. Die Antwort gibt den Anhängern der Hypothese teils recht, teils unrecht. Nützliche Vererbungen erworbener Eigenschaften sind mechanistisch denkbar. Aber sie sind es auf eine viel kompliziertere Art und nicht entfernt in dem Umfange, wie die Forscher glauben.

Durch ihre logisch und ökonomisch begründete Eingliederung in das Gebiet des Lernens aus Erfahrung werden die Fälle von nützlicher „Vererbung einer erworbenen Eigenschaft" mit all den Forderungen belastet, die für das ganze Lernproblem in Geltung sind. Danach sind diese Vererbungen vor allen Dingen etwas Kompliziertes und Individualisiertes, je nach der Qualität des zu Vererbenden Verschiedenes. Unmöglich können sie noch, wie das zuweilen geschieht, als Äußerung einer allgemeinen und einheitlichen Grundeigenschaft des Lebens betrachtet werden. — Sodann sind diejenigen Fälle von vornherein ausgeschlossen, in denen das zu Vererbende für den Stamm etwas qualitativ völlig Neues wäre. Und gerade in dieser Form haben die Forscher den Hergang sich meistens vorgestellt. Sie ist es, die dem Lamarckismus das Mittel zur raschesten und intensivsten Vervollkommnung der Arten liefern sollte. Sie ist es auch, die Weismann vor allem meinte, als er von der physiologischen Unmöglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften sprach. — Mechanistisch denkbar wäre das Vorhandensein nutzbringender Fälle von Vererbung erwor-

bener Eigenschaften auf Grund besonderer, für das Qualitative des zu Vererbenden oder seiner Elemente abgepaßter Einrichtungen. Allein die Frage nach der Entstehung dieser Mechanismen drückt so schwer auf ihre Wahrscheinlichkeit, daß solche Fälle von Vererbung höchstens als ganz zerstreute Vorkommnisse zu erwarten wären; nicht aber als regelmäßige oder doch weitverbreitete Erscheinung, die starken Einfluß auf die Gesamtentwicklung gewinnen könnte.

So bleibt noch die andere, uns fremde Hälfte des Problems zu untersuchen: diejenigen Fälle, die, wie etwa das Erblichwerden von Verstümmelungen, unzweckmäßig oder schädlich wären. Da ist vor allem klar, daß solche Fälle in kausaler Hinsicht keineswegs anspruchsloser sind als zweckmäßige. Auch hier würde eine immer bedeutende, meist äußerst hohe Kompliziertheit der an dem Vorgang beteiligten Strukturen und Funktionen des Keimplasma vorausgesetzt. Und woher stammten dieselben? Da Selektion mit dieser nutzlosen Angelegenheit offenbar nichts zu schaffen hätte, müßte die benötigte Keimplasmakomplikation oder doch deren erblichmachende Wirksamkeit so, wie sie ist, rein zufällig aufgetreten sein. Hiergegen wäre durchaus nichts einzuwenden. Aber die Wahrscheinlichkeit so merkwürdiger Zufälle wäre mindestens geradeso verschwindend gering wie die, daß nützliche Phylomechanismen des Lernens sich rein zufällig gebildet haben sollten.

Erschließbarkeit.

Was nun das zweite Argument zugunsten der Vererbung erworbener Eigenschaften betrifft: den Hinweis auf ihre Erschließbarkeit aus dem Vorhandensein gewisser erblicher und dabei nutzloser Erscheinungen, so kann dasselbe natürlich zwingend und ökonomisch berechtigt sein. Und wenn ein solcher Nachweis häufig erbracht worden wäre, so stände das zu dem, was über die Wahrscheinlichkeit der fraglichen Vererbungsform ermittelt wurde, in auffälligem Widerspruch.

Aber ich glaube nicht, daß irgendeiner der Fälle, die von den Forschern bisher in solchem Sinne gedeutet wurden, stichhaltig ist. Es ist und bleibt ein heikles Unternehmen, mit der erforderlichen Schärfe beweisen zu wollen, daß eine gewisse Eigenschaft völlig nutzlos und selektionsunfähig sei, daß sie nicht wenigstens einem winzigen Bruchteile eines Prozentes der damit ausgerüsteten Individuen das Überleben sicherte. Wenn Semon z. B. sagt, die Erblichkeit des Schlafbewegungsrhythmus bei Pflanzen sei überflüssig, da dieser Rhythmus ohnehin, nämlich als Reizreaktion des Individuums auf Dunkel und Helligkeit gewährleistet sei, so hat mich das, wie ich schon früher (S. 122) erkennen ließ, nicht überzeugt: die Einprägung dieses Rhythmus konnte als eine „Komplettierung" der Maschinerie, die den Betrieb vereinfacht und seine Sicherheit steigert, von Nutzen sein. Nachdem sich aber gezeigt hat, daß auf die Entstehung des hierfür benötigten Einprägungsmechanismus nicht wohl zu rechnen ist, bleibt doch die Möglichkeit offen, daß die nützliche Eigenschaft des erblich fixierten Rhythmus durch zufällige Variation gebildet und erhalten wurde. — Oder gar die instinktive Badebewegung der Vögel, deren Selektionsfähigkeit Semon so lebhaft

bestreitet: ich meinerseits halte diesen Instinkt für durchaus nützlich und selektionsfähig und glaube, daß in unzähligen Vogelgenerationen zu seiner stufenweisen Züchtung reichlich Gelegenheit war.

Versuche. Daß auch das dritte Argument: der analytische Versuch, die Tatsache der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft, eventuell die Häufigkeit oder Allgemeinheit einer solchen Erscheinung beweisen könnte, ist selbstverständlich. Was aber bisher in dieser Hinsicht bekannt geworden ist, erscheint, wie anderen, so auch mir als keineswegs einwandfrei. Schon Weismann hat gezeigt, wie leicht sich viele dieser Fälle als „parallele Induktion", als jene Scheinvererbung deuten lassen, die vorhin, da sie für das Problem des Lernens gar nicht in Frage kommt, von der Behandlung ausgeschlossen wurde.

Ich halte überhaupt die Aussicht, die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft experimentell zu beweisen, von meinem Standpunkte aus für sehr gering. Wenn schon die Wahrscheinlichkeit, daß irgendein Keimplasma auf Grund seines besonderen Gefüges zur Erblichmachung einer bestimmten körperlichen Eigenschaft zufällig befähigt sein sollte, so winzig ist, — wie seltsam müßte dann erst der doppelte Zufall sein, durch den ein Biologe gerade auf eins der betreffenden, spärlichen Geschöpfe verfiele und ihm obendrein diejenige Eigenschaft beibrächte, die es eben zu vererben vermag?

So hat denn die Beschäftigung mit dem Problem der „Vererbung erworbener Eigenschaften" nichts geliefert, was uns bestimmen könnte, von den Ergebnissen der eigenen, ökonomisch begründeten Untersuchung abzuweichen.

Danach ist unser Urteil folgendes. Daß Phylomechanismen des Lernens an sich möglich sind, also durch Zufall entstehen und bis zur Verwendung sich erhalten können, ist gewiß. Da aber die Selektion nur wenig Gelegenheit fände, bei ihrer Züchtung und Erhaltung in Aktion zu treten, d. h. das Mengenverhältnis zwischen Treffern und überhaupt vorhandenen Fällen zu ihren Gunsten zu korrigieren, so bleibt die Wahrscheinlichkeit solcher Lernmechanismen äußerst gering. Keinesfalls ist anzunehmen, daß viele von ihnen vorhanden und wirksam gewesen sind. Als ein Erklärungsmittel des zweckmäßigen Naturgeschehens, besonders auch der Entstehung zweckmäßiger Ontomechanismen von starker Komplikation, kommt das phyletische Lernen danach kaum in Frage.

Zusammenfassung und Schluß.

Jetzt aber ist es Zeit, das ganze in dieser Untersuchung gewonnene Material zu einem Gesamturteil über das Wesen des Zweckmäßigen zu vereinigen.

Der erste Teil der Analyse ergab das Resultat, daß eine Anzahl von Geschehensformen denkbar sind, die Zweckmäßiges, d. h. Erhaltungförderndes, auf mechanistische Weise entstehen lassen: reiner Zufall, organisiertes Suchen, unmittelbar-zweckmäßiges Geschehen, Lernen aus Erfahrung. In diesen vier Rubriken ist Raum für alle an Organismen überhaupt vorkommenden zweckmäßigen Vorgänge. Und da auch deren Einzelheiten an keiner Stelle zur Einführung vitalistischer Faktoren gezwungen haben, so gilt bis zum Beweis des

Gegenteils, daß alles zweckmäßige Geschehen *an sich* mechanistisch erklärbar ist.

Hierauf war zu untersuchen, auf welche Weise die kausalen Grundlagen, die „*Mechanismen*" dieser Geschehnisse *ihrerseits* entstanden sind. Die a priori erlaubte Annahme, sie seien sämtlich durch reinen Zufall aufgetreten, vermochte aus Gründen der Wahrscheinlichkeit nicht für den ganzen Umfang des Problems zu befriedigen. Unter diesen Umständen war die spezielle Feststellung, daß einige der als an sich denkbar nachgewiesenen besonderen „Phylomechanismen" mit hinreichender Wahrscheinlichkeit als wirklich vorhanden angenommen werden können, von hohem Wert. Das gilt vor allem von Phylomechanismen des organisierten Suchens; während freilich das nähere Studium des stammesgeschichtlichen Lernens nur sehr geringe Aussicht auf neue Erklärungsmöglichkeiten eröffnen konnte. Immerhin steht nunmehr ein Arsenal von leistungsfähigen Phylomechanismen zur Verfügung, dessen Reichhaltigkeit durch neue Forschungen kaum vermindert, wohl aber stark vermehrt werden kann. Diese Phylomechanismen erhöhen die Wahrscheinlichkeit zweckmäßiger Keimplasmaänderungen außerordentlich. Es ist wohl anzunehmen, daß sie imstande waren, *die ganze Fülle und Mannigfaltigkeit der Ontomechanismen, soweit deren Entstehung nicht schon durch reinen Zufall glaubhaft ist, hervorzubringen.*

Das Walten der Phylomechanismen bewirkt, daß das Gesamtbild des zweckmäßigen Geschehens im Reiche des Organischen nicht wie ein Vorgang erscheint, der gleichmäßig fortschreitend von niederen zu höheren Stufen der Kompliziertheit und Leistung emporführt, sondern als ein Prozeß, der, wie die Autokatalyse, *sich selbst beschleunigt.* Schwerfällig beginnt der Vorgang mit reinem Zufall. Die unmittelbar-zweckmäßigen Grundmechanismen des Lebens, Ernährung, Wachstum, Teilung, Vererbung, treten an einer oder an mehreren Stellen, in dieser und jener möglichen Ausprägung zufällig auf und schaffen innerhalb der ungeheuren Masse zweckloser Kombinationen die ersten „Stämme" von relativer Erhaltungsfähigkeit. An einem dieser Stämme wird nach einer langen Zeit des trägsten Fortschrittes der erste Phylomechanismus, vielleicht die aktive Variation, durch Zufall gebildet und gibt den Anstoß zu etwas rascherer Entfaltung. Um so gewisser fällt dem begünstigten Stamme die nächste Verbesserung auf dem Gebiete des phylogenetischen Suchens zu. Mit dessen Hilfe werden in seiner Nachkommenschaft verhältnismäßig rasch und leicht und immer rascher und leichter noch feinere Mittel gefunden, die den betreffenden Stämmen und Zweigen den immer steileren Aufstieg zu höchster Leistungsfähigkeit ermöglichen. — Inzwischen aber hat Selektion auf jeder Stufe die unermeßlich große Überzahl von dem, was überhaupt geschehen ist: die unzweckmäßigen und minder zweckmäßigen Veränderungen fortgeräumt. So daß nur Stämme, denen erhaltungsfördernde Phylomechanismen und Ontomechanismen zugefallen waren, einsam und fremdartig in einer Welt voll blinder Kausalität zurückgeblieben sind.

Im ganzen tritt, vom Standpunkt dieser Schrift gesehen, die ungeheure Macht des Zufalls plastisch in Erscheinung. Er ist nicht nur die Urform und der Urbeginn des zweckmäßigen Geschehens, nicht nur der Helfer, dem auf den mancherlei Stufen und zahllosen Anwendungen des organisierten Suchens in Phylogenie und Ontogenie das eigentliche „Finden" des Zweckmäßigen überlassen bleibt; — der Zufall ist, genau betrachtet, die einzige Geschehensform, die überhaupt Zweckmäßiges de novo entstehen läßt. Denn „höhere" und „höchste" Methoden des Zweckmäßigen, das Lernen aus Erfahrung, das unmittelbar-zweckmäßige Geschehen, leisten ja gar nichts anderes, als dasjenige festzuhalten und dauernd zu bewahren, was glücklicher Zufall schenkt oder früher schenkte. Jede unmittelbar-zweckmäßige Leistung ist konservierter Zufall: der Mechanismus, der ihr zugrunde liegt, ist seinerzeit zufällig in die Welt getreten. In allem Lernen aus Erfahrung wird Zufällig-Zweckmäßiges durch Einprägung „mechanisiert"; die Fähigkeit zu lernen ist aber selber erst vom Zufall geschaffen worden. Durch Zufall findet im intelligenten „Denken" die suchende Phantasie.

Reiner Zufall, organisierter Zufall, konservierter Zufall, das sind die drei Stufen des zweckmäßigen Geschehens und sein gesamter Gehalt.

Hier ist die ökonomische Behandlung des Zweckmäßigkeitsproblems an ihrem Ende angelangt. Wenn Zweck- oder Erhaltungsmäßiges im Reiche des Organischen nichts anderes ist als Zufälliges, dann wird das ganze Gebiet des Erhaltungsmäßigen im Weltgeschehen homogen. Denn auch im Anorganischen beherrscht, wie sich am Anfang zeigte, der Zufall das Erhaltungsmäßige.

Damit aber ist der Begriff des Organisch-Zweckmäßigen dem größeren Begriffe des mechanistisch Bewirkten anheimgefallen.

Literatur.

In folgenden Schriften sind Tatsachen, Probleme und Meinungen, die hier berührt wurden, eingehender dargestellt. Mehrere enthalten ausführliche Literaturverzeichnisse.

Becher, S., 1912: Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel. Zool. Jahrb. Festschr. f. Spengel.

Bergson, H., 1908: L'évolution créatrice. Paris.

Boveri, Th., 1906: Die Organismen als historische Wesen. Würzburg.

Busse, L., 1903: Geist und Körper, Seele und Leib. Leipzig.

Driesch, H., 1909: Philosophie des Organischen. Leipzig.

Ehrlich, P., 1904: Gesammelte Abhandlungen zur Immunitätsforschung. Berlin.

Eimer, Th., 1888: Die Entstehung der Arten. Jena.

Ettlinger, M., 1903: Untersuchungen über die Bedeutung der Deszendenztheorie für die Psychologie. Köln.

Groos, K., 1907: Die Spiele der Tiere. Jena.

Haecker, V., 1912: Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.

Herbst, C., 1901: Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

Jennings, H. S., 1906: Behavior of the lower organisms. Newyork.

Loeb, J., 1906: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

Mach, E., 1903: Populärwissenschaftliche Vorlesungen. Leipzig.

LLOYD MORGAN, C., 1900: Animal behavior. London.
PAULY, A., 1905: Darwinismus und Lamarckismus. München.
PFEFFER, W., 1904: Pflanzenphysiologie. Leipzig.
PLATE, L., 1912: Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, ein Handbuch des Darwinismus. Leipzig.
ROUX, W., 1905: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig.
—, 1913: Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. 2. Aufl. Leipzig.
SCHNEIDER, C. K., 1909: Vorlesungen über Tierpsychologie. Leipzig.
SEMON, R., 1904: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig.
SPEMANN, O., 1907: Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges.
STANDFUSS, M., 1896: Handbuch der paläarctischen Großschmetterlinge. Jena.
ZUR STRASSEN, O., 1908: Zur Widerlegung des Vitalismus. Arch. Entw. Mech. 26.
—, 1908: Die neuere Tierpsychologie. Leipzig.
WASMANN, E., 1909: Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, 2. Aufl. Stuttgart.
WEISMANN, A., 1913: Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. Jena.
WIENER, O., 1909: Über Farbenphotographie und verwandte naturwissenschaftliche Fragen. Leipzig.
WOLFF, G., 1902: Mechanismus und Vitalismus. Leipzig.

Zu vergleichen sind ferner folgende Artikel in der „Kultur der Gegenwart“:
SPEMANN, Homologie.
ROUX, Das Wesen des Lebens.
LAQUEUR, Entwicklungsmechanik.
BAUR, Regeneration.
PRZIBRAM, Regeneration.
JOHANNSEN, Experimentelle Grundlagen der Deszendenztheorie.

Alle im vorliegenden Bande.

Ferner:
HERTWIG, R., Abstammungslehre, Bd. 4, S. 1.
BECHER, E., Naturphilosophie (besonderer Band).

DIE ALLGEMEINEN KENNZEICHEN DER ORGANISIERTEN SUBSTANZ.

Von

Wolfgang Ostwald.

Mechanismus und Vitalismus.

Einleitung. Ein Versuch, die allgemeinsten Kennzeichen der organisierten Substanz in gedrängter Form zu schildern, kann schwerlich begonnen werden ohne einen kurzen Hinweis auf die zwei Gruppen allgemeiner biologischer Auffassungen, die man gemeinhin mit den nicht sehr glücklichen Namen „Mechanismus" und „Vitalismus" bezeichnet hat. Denn je nach dem Standpunkt des Verfassers zu diesen zwei Anschauungsweisen würde eine ganz verschiedene Gruppe von Phänomenen als die charakteristischen Kennzeichen der organisierten Substanz angesehen und hier geschildert werden. Allerdings besteht noch die Möglichkeit, einen dritten Standpunkt einzunehmen, der in einer Vereinigung mechanistischer und vitalistischer Gedankengänge besteht, freilich unter einer gewissen Neuorientierung resp. Reduktion ihrer extremen Schlußfolgerungen.

Der mechanistische Biologe betont die Tatsache, daß Organismen ebenso wie andere Naturobjekte den physikalisch-chemischen Gesetzen unterworfen sind, und daß die fortschreitende Forschung in immer weiterem Maße biologische Erscheinungen in eine Kombination physikalisch-chemischer aufzulösen imstande war. Er sieht in der weiteren Verfolgung dieser Forschungsrichtung die fruchtbarste Entwicklung der Biologie und verallgemeinert die mannigfaltigen und oft überraschend tief eindringenden Resultate der neueren physikalisch-chemischen Biologie zu dem Schluß, daß alles biologische Geschehen in letzter Linie „nur" ein physikalisch-chemisches Geschehen ist. Ja, die extremen Mechanisten unter den Biologen sind sogar der Auffassung, schon jetzt die wichtigsten physikalisch-chemischen Variabeln in der Hand zu haben, Erkenntnisse zu besitzen, die wenigstens die grundsätzliche Kennzeichnung der organisierten Substanz als ein physikalisch-chemisches System ermöglichen.

Der Vitalist geht auf der anderen Seite von der stets anerkannten großen Kompliziertheit der biologischen Erscheinungen aus; er weist darauf hin, daß viele biologische Probleme wie etwa das der höheren tierischen Formbildung von der bisherigen Physikochemie nur oberflächlich, nach seiner Meinung vielleicht gar nicht analytisch angegriffen werden konnten, und auch er verallgemeinert diese Tatsachen. Er kommt zu dem Schlusse, daß die gegenwärtige Unfähigkeit der Physik und Chemie, gewisse biologische Erscheinungen befrie-

digend zu analysieren, vermutlich eine dauernde sein wird, und er betont die sog. „Eigengesetzlichkeit" der biologischen Erscheinungen gegenüber den „rein" physikalisch-chemischen Vorgängen. Im extremen Falle sieht ein Vitalist die bisherigen Ergebnisse der physikalisch-chemischen Analyse der Lebenserscheinungen gewissermaßen als unerheblich an für die Erkenntnis des spezifisch Biologischen, als gar nicht den Kern der Sache treffend. Ja in gewissen Fällen neigt er sogar zu der Auffassung, daß in der lebenden Substanz Kräfte eine Rolle spielen, die außerhalb des Rahmens der anorganischen Energien stehen, die unter Umständen also sogar im Gegensatz zu den Gesetzen der Physik und Chemie wirken können.

Es kann hier natürlich nicht ausführlich auf diese wohlbekannte Diskussion eingegangen werden. Wohl aber sei in Kürze darauf hingewiesen, daß nach der Ansicht des Verfassers beide Anschauungsweisen sowohl richtige als unrichtige Gedankenreihen enthalten und daß bei der im folgenden kurz skizzierten Anschauungsweise der Streit zwischen diesen beiden Auffassungen gegenstandslos wird. Übrigens kann man schon auf Grund der Wissenschaftsgeschichte den Verdacht haben, daß der Diskussion eine falsche Orientierung resp. ein Scheinproblem zugrunde liegt, da stets bei analog langen und anscheinend nie zu Ende führenden Diskussionen Recht und Unrecht auf beiden Seiten verteilt zu sein pflegt.

Der Mechanist hat recht, wenn er schließt, daß auf Grund der bisherigen Erfahrungen die Lebenserscheinungen zunächst nicht außerhalb, sondern durchaus *innerhalb* der physikalisch-chemischen Gesetze verlaufen. Es ist *kein* gegenteiliger Fall sichergestellt. Man muß ihm weiterhin den Analogieschluß zubilligen, daß bei der gar nicht abzusehenden rapiden Entwicklung von Physik und Chemie selbst die Wahrscheinlichkeit groß ist, später auch solche biologische Probleme erfolgreich zu analysieren, die heute noch unzugänglich sind. Es läßt sich auch nichts Ernstliches gegen die bekannte *Comtesche begriffliche* Überordnung von Physik und Chemie über Biologie einwenden, gemäß der die letztere als eine auf die ersteren gegründete, angewandte Wissenschaft erscheint. Nur *eine* Verallgemeinerung darf der Mechanist nach der Meinung des Verfassers nicht machen, nämlich nicht die, daß die Lebenserscheinungen „*weiter nichts*" als physikalisch-chemische Vorgänge sind. *Sie sind nicht „nur" physikalisch-chemische Vorgänge, sondern sie stellen vielmehr eine ganz spezielle Kombination solcher dar, die sich in hohem Grade unterscheidet von anderen Kombinationen, die wir unter den Naturerscheinungen finden.* Und hier kommt auch der Vitalist zu seinem Rechte.

Der Vitalist hat recht, wenn er hervorhebt, daß insofern eine Eigengesetzlichkeit im biologischen Geschehen vorliegt, als eine ganz spezifische Kombination physikalisch-chemischer Einzelprozesse nur bei lebenden Organismen beobachtet wird. Ebenso wie eine andere spezifische Kombination letzthin physikalisch-chemischer Erscheinungen das Gebiet der Mineralogie oder Geologie darstellt, ohne daß man diese Gebiete als „reine" Physik und Chemie zu be-

zeichnen pflegt, ebenso ist er zweifellos berechtigt, von spezifisch biologischen Gesetzen oder Prinzipien zu sprechen, wenn er damit meint, daß hier physikalisch-chemische Vorgänge in solchen Kombinationen auftreten, wie sie nirgends sonst beobachtet werden. Durch diese besondere Auswahl und Vereinigung spezieller physikalisch-chemischer Vorgänge entstehen etwa die Begriffe der Verwitterung oder Humusbildung, des Stoffwechsels, der Entwicklung usw. Die spezielle Kombination, die Auswahl und die besondere räumliche und zeitliche Verknüpfung physikalisch-chemischer Vorgänge ist das spezifisch Biologische. Insofern also hat der Vitalist recht, wenn er sich sträubt gegen die Auffassung, daß Biologie „nur" Physik und Chemie sei; sie ist wie Mineralogie, Geologie, Kosmologie usw. eine ganz spezielle Auswahl und Kombination von Physik und Chemie. Unrecht hat er jedoch, wenn er meint, daß die physikalisch-chemische Analyse dieses speziellen Erscheinungskomplexes relativ unerheblich sei für die Erkenntnis des spezifisch Biologischen oder schon jetzt ihrer unzureichenden Beschaffenheit überführt werden könne. Im Gegenteil kann die Spezifizität der Lebenserscheinungen ja viel genauer und schärfer unterschieden und hervorgehoben werden gegenüber anderen Naturerscheinungen, je besser man diese Beziehungen kennt. Es findet durch die physikalisch-chemische Biologie durchaus keine Verwischung der Grenzen zwischen organisierter und unorganisierter Substanz statt, sondern im Gegenteil wird eine bewußte und nicht nur gefühlsmäßige Unterscheidung erst durch die Ergebnisse dieser Wissenschaft ermöglicht.

Entsprechend diesen Erwägungen sollen in den folgenden Abschnitten zunächst die allgemeinen physikalisch-chemischen Kennzeichen der organisierten Substanz geschildert werden; sodann soll aber auch auf die von biologischen Gesichtspunkten aus geordneten Komplexe dieser physikalisch-chemischen Charakteristika zu biologischen Kennzeichen der organisierten Substanz kurz hingewiesen werden.[1])

A. Die allgemeinen chemischen Kennzeichen der organisierten Substanz.

Fragen wir zunächst den Chemiker, welche allgemeinen chemischen Kennzeichen der organisierten Substanz er anführen kann, falls man ihm ein genügendes Quantum Protoplasma zur Analyse übergibt. Denken wir uns hierfür etwa ein ganzes Reagenzglas voll Amöben oder, um vielleicht etwas reineres, von weniger Fremdkörperchen durchsetztes Material zu benutzen: denken wir uns den Inhalt eines großen Quantums Muskelzellen, wie wir sie im „Fleisch" vor uns haben, ausgepreßt und ihm zur Untersuchung übergeben.

Bio-Elemente.

Die weitgehendste Analyse eines solchen Materials, die ein Chemiker machen kann, besteht in der völligen Zerstörung desselben bis herab zu den einfachsten chemischen Bausteinen, zu den Elementen. Welche Elemente

1) Anm. b. d. Korr. Wie der Verfasser nachträglich sieht, berührt sich der obige Aufsatz an einigen Stellen mit den im vorliegenden Band erscheinenden Arbeiten von Roux und Lidforss, auf die wegen mancher Einzelheiten hier verwiesen sei.

findet der Chemiker stets bei der Analyse lebender Substanzen, an welche Elemente ist mit anderen Worten der Erscheinungskomplex gebunden, den wir heute mit dem Worte Leben bezeichnen? Es ergeben sich hierbei zunächst die vier wichtigen „organischen" Elemente: Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff. Wir finden diese Grundstoffe in jedem Gebilde, das wir lebendig nennen. Ebenfalls fast ohne Ausnahme treffen wir Schwefel und Phosphor, ferner mit großer Regelmäßigkeit „anorganische" Elemente wie Natrium, Kalium, Kalzium, Magnesium und Chlor. Auch Schwermetalle wie etwa Spuren von Eisen oder nach neuesten Forschungen Mangan lassen sich fast stets nachweisen.

Nun ist jedem bekannt, daß diese Elemente zu außerordentlich verschiedenen Verbindungen zusammentreten können. Welche Verbindungen treffen wir stets, wenn wir organisierte Substanz in dieser Hinsicht chemisch analysieren? Wir können drei bis vier große Hauptgruppen unterscheiden: Eiweißstoffe, fettartige Stoffe oder sogenannte „Lipoide", Salze und Wasser.

Eiweißstoffe.

Die Eiweißstoffe setzen sich zusammen aus den genannten vier „organischen" Elementen (Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff), zu denen noch der Schwefel tritt. Es ist bemerkenswert, daß das Mengenverhältnis dieser Elemente in den Eiweißkörpern verschiedener Organismen und Organe nur relativ wenig variiert. Neben diesen eigentlichen Eiweißkörpern oder Proteïnen, wie sie uns etwa im Muskelplasma, im Hühnereiweiß usw. entgegentreten, finden wir häufig noch andere ihnen eng verwandte, aber doch mit ihnen nicht identische Stoffe, die man als „eiweißähnliche" oder als „Proteïde" bezeichnet. Solche Proteïde sind z. B. das Kasein in der Kuhmilch, die sog. Nukleoproteïde, welche den wichtigen Zellbestandteil, den Kern oder Nucleus zusammensetzen, das Hämoglobin, der rote Farbstoff des Blutes, ferner die Schleimstoffe oder Mucine usw. — Die Eiweißstoffe sind außerordentlich komplizierte chemische Verbindungen. Versucht man sie chemisch zu spalten, z. B. durch Fermente oder durch Einwirkung etwa von Säuren und Alkalien, so erhält man als nächsteinfachere Bausteine die sog. Aminosäuren. Es ist gelungen, die letzteren synthetisch, d. h. aus noch einfacheren Verbindungen, in letzter Linie also aus den Elementen aufzubauen. Auch eine Anzahl solcher Aminosäuren hat man bereits miteinander „verkoppeln" und damit Stoffe herstellen können, die schon in vieler Beziehung Ähnlichkeit mit den natürlichen Eiweißstoffen haben. Sowohl die vollständige Synthese der Eiweißkörper, wie sie die organisierte Substanz zusammensetzen, als auch eine entsprechend tiefere Erkenntnis der chemischen Beschaffenheit der Eiweißstoffe steht aber noch aus.

Lipoide.

Unter Lipoiden verstehen wir eine Klasse organischer Verbindungen, die chemisch unter sich zwar ziemlich verschiedenartig sind, alle aber die physikalisch-chemische Eigentümlichkeit besitzen, sich in organischen Flüssigkeiten wie Äther, Benzin usw. leicht zu lösen. Ein großer Teil dieser Stoffe bildet auch mit Wasser spontan Lösungen, insofern als z. B. beim Schütteln Zerteilungen entstehen, die sich nicht oder nur schwer absetzen, vielfach trübe sind, bei Salzzusatz aber ausfallen usw. Wir werden weiter unten sehen, daß diese

Lösungen sich in einem Zustand befinden, den wir heute als den „kolloiden“ bezeichnen. Diese doppelte Verwandtschaft der Lipoide sowohl zu organischen Solventien als auch zum Wasser macht sie ganz besonders interessant und wichtig. Zu solchen Lipoiden gehören die echten Fette, ferner die Cholesterine, Lezithine, Cerebroside usw., aus denen insbesondere die Nervensubstanz der höheren Tiere aufgebaut ist, die jedoch (mit Auswahl) auch in den niederen Organismen keineswegs fehlen. Ja in neuerer Zeit ist das konstante Vorhandensein dieser Stoffe in jedem Organismus und ihre wichtige Rolle für eine ganze Reihe von Lebensphänomenen einschließlich medizinischer Erscheinungen wie z.B. der Immunitätsreaktionen zu einem solchen Maße erkannt worden, daß einer der besten Kenner dieses Gebietes, Ivar Bang, den Schluß zieht, daß die organisierten Substanzen ebenso wie das Eiweiß so auch lipoide Stoffe als integrierenden Bestandteil enthalten müssen.

Salze. Unter den Salzen, die wir stets bei der chemischen Analyse des Protoplasmas finden, ragt besonders hervor das Natriumchlorid. Desgleichen sind außerordentlich häufig Sulfate und Phosphate, die mit den Elementen Natrium, Kalium, Kalzium, Magnesium usw. in verschiedenem Verhältnis verbunden sind. Ein Teil dieser Salze befindet sich in freiem Zustande im Plasma, d. h. er läßt sich ohne Schwierigkeiten mittels geeigneter Methoden aus ihm auswaschen. Ein anderer Teil dieser Salze resp. ihrer Spaltprodukte in wässeriger Lösung, ihrer Ionen, geht mit den Eiweißkörpern sehr komplizierte Verbindungen ein, die man teils als Eiweißsalze, teils als sog. Adsorptionsverbindungen bezeichnet. Unter letzteren Verbindungen versteht man solche Vereinigungen zweier chemischer Substanzen, bei denen die zur Verbindung kommenden Gewichtsmengen nicht ein konstantes (stöchiometrisches) Zahlenverhältnis aufweisen (wie etwa bei der Verbindung von Na und Cl zu $NaCl$), sondern innerhalb bestimmter Grenzen beliebig variieren können. Zu solchen Adsorptionsverbindungen gehört vermutlich auch die Verbindung des Eisens im Blute resp. im roten Hämoglobin. Man spricht hier auch von organischer oder maskierter Bindung, maskiert darum, weil solche mit Eiweiß verbundenen Stoffe vielfach nicht mehr die analytischen Reaktionen geben wie in wässeriger Lösung ohne Eiweiß; die betreffenden analytischen Reaktionen werden maskiert durch das Eiweiß. — Es ist von einiger Wichtigkeit, darauf hinzuweisen, daß diese Salze nicht etwa zufällig in der organisierten Substanz vorhanden sind, sondern zu den für die Lebenserscheinungen notwendigen Bedingungen gehören. Salzfreies, destilliertes Wasser ist im Gegenteil wohl für alle Pflanzen und Tiere sogar direkt ein Gift, falls es in größeren Quantitäten angewandt wird. Auch der Mensch braucht zur Erhaltung seiner Lebensfunktionen notwendig Salze; Versuche mit salzfreier Diät führen bald zu schweren Schädigungen der Gesundheit.

Wasser. Eine besonders wichtige und sinnfällige Rolle spielt schließlich das Wasser in der organisierten Substanz. Jede Lebenserscheinung, die wir kennen, ist an das Vorhandensein von Wasser geknüpft, und die meisten Organismen enthalten einen sehr ansehnlichen Betrag von diesem unentbehrlichen Stoff. So gibt es Meerestiere, z. B. Quallen und ähnliche Geschöpfe, ferner aber auch Pflanzen

wie etwa die Laminarien, Meeresalgen, aus denen der unter dem Namen Agar-Agar bekannte Stoff gewonnen wird, die zu 80 und 90 % aus Wasser bestehen. Namentlich das Plasma junger, wachsender Organismen ist außerordentlich wasserreich. So besteht z. B. der Mensch im dritten Monat seines Embryonallebens aus etwa 94 % Wasser; bei seiner Geburt enthält er etwa 66—69 %, als Erwachsener immer noch mehr als die Hälfte, etwa 58 % Wasser. Auch das Protoplasma pflanzlicher Zellen hat nach den Forschungen von Nägeli einen Wassergehalt von 60—90 %. Ganz allgemein kann man also sagen, daß mehr als die Hälfte des Gewichtes organisierter Substanz aus Wasser besteht.

Man hat diese allgemeinen chemischen Kennzeichen organisierter Substanz zuweilen in folgenden Kennsätzen zusammengefaßt: kein Leben ohne Eiweißstoffe, ohne Lipoide, ohne Salze und ohne Wasser. Vielleicht ist es richtiger zu sagen, daß wir nur solche Gebilde lebende, organisierte Substanz *nennen*, welche in chemischer Beziehung charakterisiert werden als zusammengesetzt aus Eiweiß, Lipoiden, Salzen und Wasser.

Biochemische Reaktionen.

Kennen wir so die wichtigsten chemischen Bausteine der organisierten Substanz, so erscheint es nicht minder von Wichtigkeit, uns auch die allgemeinsten und charakteristischsten *chemischen Reaktionen* kurz zu vergegenwärtigen, die wir an jedem, auch dem einfachsten Organismus feststellen können. Als die allgemeinsten solcher Reaktionen erscheinen die *Oxydations- und Reduktionsprozesse* in der organisierten Substanz. Man versteht unter Oxydation oder hier, unter „physiologischer Verbrennung" bekanntlich die Vereinigung von Stoffen mit Sauerstoff. Die „Atmung" dient dem Zweck, diesen Sauerstoff der lebenden Substanz zuzuführen, und in der Tat finden wir (von einigen komplizierten Fällen bei Bakterien und Pilzen abgesehen), daß *jeder lebende Organismus, Pflanze wie Tier, freien Sauerstoff braucht*, um seine Funktionen andauernd ausführen zu können. In der Regel ist das endgültige Oxydationsprodukt die Kohlensäure. Sie erscheint als ein für die organisierte Substanz in größerer Quantität unnützer und schädlicher Stoff in den Abscheidungen des Organismus. — Unter chemischen Reduktionen versteht man umgekehrt Vorgänge, bei denen aus sauerstoffhaltigen Verbindungen der Sauerstoff frei gemacht und eventuell an andere Stoffe weitergegeben wird. Auch solche Reduktionsprozesse treten zahlreich sowohl in der tierischen als auch in der pflanzlichen lebenden Substanz auf. Einer der wichtigsten Reduktionsprozesse ist die Assimilation der Kohlensäure mit Hilfe des Lichtes durch grüne Pflanzen. Hier werden aus der Kohlensäure der Luft und dem in der Pflanze enthaltenen Wasser kompliziertere organische Substanzen wie z. B. Stärke hergestellt, während gleichzeitig freier Sauerstoff ausgeschieden wird.

Neben diesen zwei fundamentalen Gruppen chemischer Reaktionen spielen sich in der organisierten Substanz zahlreiche weitere der mannigfaltigsten Art ab, die allgemein unter den Namen *Assimilation* und *Dissimilation* zusammengefaßt werden können. Man versteht unter Assimilation die chemische Umwandlung von fremden Stoffen, etwa von solchen, die als *Nahrung* eingeführt werden, zu solchen, welche wir oben als charakteristisch für die organi-

sierte Substanz bezeichneten, z. B. also zu Eiweißkörpern. Umgekehrt ist das Endziel der Dissimilation die Umwandlung der Abfallstoffe aus der aufgenommenen Nahrung oder aus physiologischer Verbrennung in solche Substanzen, die als schädlich für den Organismus aus ihm entfernt werden müssen. So sind z. B. Kohlensäure und Harnstoff Dissimilationsprodukte der tierischen lebenden Substanz, und daß ähnliche schädliche Produkte (Stoffwechselprodukte) auch von Pflanzen gebildet und z. B. von den Wurzeln ausgeschieden werden, hat insbesondere in neuester Zeit die Wissenschaft ergeben.

Fermente. Versuchen wir nun, einige solcher in der organisierten Substanz auftretender chemischer Reaktionen im Laboratorium nachzumachen, so finden wir vielfach, daß dies uns nur mit sehr energischen Mitteln, hohen Temperaturen, starken Säuren usw. gelingt, Mittel, die keineswegs der organisierten Substanz zur Verfügung stehen. Die lebende Substanz muß mit anderen Worten noch andere Wege zur Verfügung haben, solche Reaktionen auszuführen. Man hat nun in allen Proben lebender Substanz, die man daraufhin untersucht hat, tatsächlich gewisse Stoffe gefunden, deren Gegenwart das Zustandekommen solcher komplizierter und im Laboratorium nur schwierig oder nur mit drastischen Mitteln erreichbarer chemischer Reaktionen ermöglicht. Man nennt diese Stoffe Fermente (oder Enzyme); wohl der größere Teil derselben gehört chemisch zu den Eiweißkörpern. Für ihre Wirkungsweise ist besonders charakteristisch, daß sie während der betreffenden chemischen Reaktion nicht oder nur wenig verbraucht werden, sondern nach Beendigung des betreffenden Vorgangs wieder imstande sind, dieselbe Reaktion noch einmal einzuleiten. Die Erklärung für dies merkwürdige Verhalten liegt darin, daß diese Fermente im wesentlichen nur die Geschwindigkeit von chemischen Vorgängen in ganz ungeheurem Maße ändern, speziell steigern, also gleichsam als „Schmiermittel" wirken, so daß in ihrer Gegenwart Reaktionen zu meßbaren Mengen von Endprodukten führen, die ohne ihr Beisein nur mit unmeßbar kleiner Geschwindigkeit und entsprechend unmerklich kleinen Ergebnissen verlaufen. Solche Fermente sind z. B. das eiweißspaltende Pepsin im Magensaft, oder die Zymase in den Hefezellen, das Ferment, durch welches Zucker sich zu Kohlensäure und Alkohol spalten läßt. Es ist von besonderer Wichtigkeit, daß Fermente nicht nur zersetzend, spaltend, sondern auch aufbauend, synthetisierend wirken können, so daß sowohl Assimilation wie Dissimilation der organisierten Substanz von Fermentwirkungen geleitet werden können. Die Zahl solcher bekannter Fermente und Fermentreaktionen ist schon jetzt überaus groß; allein in einer einzigen Leberzelle sind sicher mehr als ein Dutzend verschiedener Fermente vorhanden, und es besteht kein Zweifel, daß in einem einzigen Tropfen organisierter Substanz wie in einer Amöbe gleichzeitig ebenso viele chemische Reaktionen nebeneinander sich abspielen können.

Es erhebt sich die Frage, wie dies möglich ist, ohne daß eine Vermischung dieser Fermente und ihrer Reaktionsprodukte stattfindet. Auf diese Frage werden wir später, nach der Besprechung des physikalischen Aufbaus der organisierten Substanz zurückkommen.

B. Die allgemeinen physikalischen Kennzeichen der organisierten Substanz.

Formart.

Fragen wir nun den Physiker, welche allgemeinen physikalischen Kennzeichen die organisierte Substanz, wie sie uns etwa in einer Amöbe entgegentritt, aufweist, so erscheint als die elementarste Frage die nach der Formart (dem Aggregatzustand) des Protoplasmas. Diese anscheinend so einfache Frage hat lange Zeit die Biologen auf das eifrigste beschäftigt und ist erst in neuerer Zeit um ein wesentliches Stück ihrer Lösung zugeführt worden. Ist z. B. eine Amöbe ein flüssiges oder ein festes Gebilde? Je nach den speziellen physikalischen Versuchen, die man mit einer Amöbe zur Entscheidung dieser Frage angestellt hat, ist von verschiedenen Forschern eine verschiedene Antwort gegeben worden. Wielange dieses Problem schon diskutiert wird, geht vielleicht am anschaulichsten aus einer Anekdote hervor, die der um die Mitte des vorigen Jahrhunderts lebende große Embryologe Karl Ernst v. Baer aus seiner eigenen Studienzeit erzählt. Er wurde in seiner medizinischen Vorprüfung danach gefragt, wieviel Aggregatzustände es gebe. Seine Antwort war „drei". Die Frage war falsch beantwortet. „Es gibt vier Aggregatzustände," wurde ihm geantwortet, „den gasförmigen, den flüssigen, den festen und den festweichen, wie ihn die lebende Substanz zeigt." Auch Haeckel spricht übrigens noch heute von diesem „vierten" der organisierten Substanz eigentümlichen Aggregatzustand.

In der Tat ergibt nun die nähere physikalische Analyse der organisierten Substanz, wie sie in mustergültiger Weise von dem Zoologen Ludwig Rhumbler in neuerer Zeit durchgeführt worden ist, sowohl eine große Reihe von Ähnlichkeiten mit einer Flüssigkeit, als auch eine ganze Anzahl von Diskrepanzen mit der Auffassung des Plasmas als einer gewöhnlichen Flüssigkeit wie etwa Wasser oder Öl. Folgende Übereinstimmungen bestehen zwischen der physikalischen Beschaffenheit des Plasmas und dem entsprechenden Verhalten einer normalen Flüssigkeit:

Elastizität.

Die lebende Substanz besitzt wie eine Flüssigkeit keine merkliche sog. innere Elastizität. Der Mangel einer solchen inneren Elastizität gestattet es, daß man innerhalb der flüssigen Substanz beliebige Teile beliebig im Innern verschieben kann, ohne daß sie an ihren früheren Ort zurückkehren. Dies ist in der Tat bei dem lebenden Plasma der Fall. Eine der Konsequenzen dieses Mangels an innerer Elastizität ist z. B. das Fehlen einer sog. „eigenen Gestalt" einer Flüssigkeit; entsprechend ihrer Schwere schmiegt sich eine Flüssigkeit in der Regel der Gestalt des festen Gefäßes an, in dem sie aufbewahrt wird; nur wenn sie in einem Medium von gleicher Dichte schwebt, nimmt sie eine eigene Gestalt, nämlich die Kugelform, an. So haben wir auch vielen Amöben keine eigene Gestalt zuzuschreiben, und auch etwa das Eidotter eines Vogeleies nimmt jede beliebige Form an, falls man es aus seinen festen Umhüllungen herausnimmt. Eine Amöbe kann auch durch sehr enge Spalten, z. B. durch die Öffnung eines sehr dünn ausgezogenen Glasrohres kriechen, wobei sie ihre Gestalt völlig ändert, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen. Eine an-

dere Konsequenz ist die beliebige Verschiebbarkeit oder Beweglichkeit der einzelnen Teilchen im Plasma. Diese Möglichkeit wird vielleicht am deutlichsten demonstriert durch das Auftreten der mannigfaltigen Strömungserscheinungen z. B. in sich bewegenden Amöben, ferner in vielen Pflanzenzellen. Diese in den allerverschiedensten Richtungen, z. B. im Kreise, in Form von „Fontänen", nebeneinander oder sogar entgegengesetzt zueinander verlaufenden Strömungen rühren in der Tat zuweilen die ganze organisierte Substanz in intensivster Form durcheinander, ohne daß die Lebensfähigkeit derselben hierdurch irgendwie im ungünstigen Sinne beeinflußt wird.

Geringe Kompressibilität.

Eine zweite Eigentümlichkeit der meisten Flüssigkeiten ist ihre sehr geringe Kompressibilität (Zusammendrückbarkeit). Nur durch sehr starke Drucke kann man z. B. Wasser um einen sehr geringen Bruchteil seines Volums vermindern. Ganz dasselbe Verhalten zeigt die organisierte Substanz. Ein Mittel, um die geringe Kompressibilität zu demonstrieren, besteht darin, daß man nachsieht, ob irgendwelche Bewegungserscheinungen in einer Flüssigkeit unabhängig vom Druck sind, mit anderen Worten bei höheren Drucken mit derselben Geschwindigkeit verlaufen wie bei niederen. In der Tat konnte Ludwig Rhumbler zeigen, daß die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmungen in gewissen Pflanzenzellen sich nicht merklich änderte, selbst wenn er auf den Zellinhalt einen Druck von ca. 7 Atmosphären wirken ließ.

Kapillarität.

Als das bekannteste Kriterium des flüssigen Zustandes kann schließlich die Geltung der sog. Kapillaritätsgesetze angeführt werden. Eins dieser Gesetze besagt z. B., daß die Grenzflächen einer Flüssigkeit gegenüber anderen Flüssigkeiten, Gasen oder festen Körpern Sitz einer Kraft sind, der Oberflächenspannung, die bestrebt ist, dem betreffenden Flüssigkeitsvolum unter allen Umständen eine möglichst kleine Oberfläche zu erteilen. In der Tat nehmen ein wenig Eidotter oder Muskelplasma, oder auch ein abgeschnittenes Stück einer Amöbe in einem Medium, mit welchem sie sich nicht völlig mischen, Kugel- oder Tropfenform an. Kommt weiterhin eine Flüssigkeit mit zwei anderen Grenzflächen in Berührung, so sagen die Kapillaritätsgesetze aus, daß sich die Flüssigkeit entweder auf der einen Grenzfläche ausbreiten, oder aber sich mit einem ganz bestimmten Winkel einstellen muß. Bringt man z. B. einen Tropfen Plasma auf eine reine Wasseroberfläche, so bestehen drei Grenzflächen und drei Oberflächenspannungen, nämlich die Grenzflächen und Spannungen Plasma-Wasser, Plasma-Luft und Wasser-Luft. Ist nun die Oberflächenspannung Wasser-Luft größer als die Summe der anderen beiden Oberflächenspannungen, d. h. ist das Bestreben, die Oberfläche Wasser-Luft möglichst klein zu machen, größer als die entsprechenden Tendenzen in den anderen Grenzflächen, so wird sich der Flüssigkeitstropfen resp. das Plasma auf der Wasseroberfläche ausbreiten müssen. Da nun Wasser eine besonders große Oberflächenspannung gegen Luft (genauer: gegen seinen eigenen Dampf) hat, so pflegen sich die meisten anderen Flüssigkeiten auf ihm auszubreiten und ein dünnes Flüssigkeitshäutchen zu bilden. Ganz genau dasselbe tut aber nach Rhumbler ein Tropfen Hühnereidotter, aber auch eine

ganze Furchungszelle z. B. eines Froscheies, ferner auch manche Amöben, wenn man sie auf einen möglichst reinen Wasserspiegel bringt.

Falls eine Flüssigkeit sich auf einer Grenzfläche nicht ausbreitet, so muß sie mit der Grenzfläche einen ganz bestimmten Winkel bilden. Z. B. ist der Winkel, den das benetzende Wasser in einer nur halb ins Wasser getauchten Glasröhre bildet, meßbar und stets der gleiche, falls man immer dieselbe Röhre resp. dasselbe Glasmaterial usw. zum Versuch benutzt. Denken wir uns nun etwa einen Öltropfen in einem kleinen Stückchen Glasrohr, das an einem Ende zugeschmolzen ist und im Wasser liegt. Das aus dem freien Ende heraustretende Öl muß nun ebenfalls einen ganz bestimmten Winkel bilden, einerseits mit dem Glasröhrchen, anderseits mit dem Wasser. Nehmen wir nun weiter an, das Öl wäre imstande, sein Gehäuse selbsttätig weiter zu bauen, z. B. dadurch, daß es an seiner Oberfläche irgendwelche feste Substanz ausscheidet. Dann müßte offenbar diese neue feste Substanz ebenfalls einen Winkel bilden sowohl mit dem anfänglichen Gehäuse als auch mit dem Wasser, und zwar denselben Winkel wie die Flüssigkeit, welche sie abgeschieden hat, in unserem Falle also das Öl. Denken wir uns nun statt des Öls Protoplasma, welches derartige feste Substanzen, z. B. Kalk, abscheiden kann, und zwar periodisch viel oder wenig, so erhalten wir ein theoretisches Bild von irgendeinem gehäusebauenden primitiven Organismus, wie solche in ungezählten Millionen z. B. als sog. Foraminiferen im Meer- und Süßwasser existieren, und deren Gehäuse in geologischen Zeiträumen mächtige Erdschichten (Infusorienkalk, Infusorienerde usw.) gebildet haben. Tatsächlich konnte Rhumbler nun durch genaue Messungen zeigen, daß die Kammern dieser Gehäuse wirklich für jede Spezies konstante Randwinkel besitzen, umgekehrt ein glänzender Beweis der Gültigkeit dieses Kapillaritätsgesetzes für die schalenbauende lebende Substanz dieser Organismen.

Endlich besagt noch ein drittes Kapillaritätsgesetz, daß Flüssigkeiten in engen Räumen, z. B. Spalten oder sehr dünnen Glasröhren (Kapillar- oder Haarröhrchen), aufsteigen müssen, falls sie die Wände dieser Spalten benetzen. Auch die Gültigkeit dieses Gesetzes konnte Rhumbler nachweisen z. B. für das Plasma gewisser den Amöben nahestehender niederer pflanzlicher Organismen (Myxomyceten).

Neben diesen Übereinstimmungen zwischen der lebenden Substanz und gewöhnlichen Flüssigkeiten ergeben sich nun auch einige Inkongruenzen mit der Annahme einer normalen flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas.

Innere Zähigkeit.

Die Oberflächenteilchen einer gewöhnlichen Flüssigkeit lassen sich innerhalb der Oberflächenschicht ebensogut wie im Innern der Flüssigkeit verschieben. Bläst man z. B. über die Oberfläche einer gewöhnlichen Flüssigkeit, oder läßt man einen sanften Strom über die Oberfläche eines Öltropfens, der im Wasser liegt, hinweggleiten, so werden die Oberflächenteilchen durch den Strom in gleichgerichtete Wirbel versetzt, d. h. mitbewegt. Dies ist nun keineswegs bei der lebenden Substanz der Fall. In einer Amöbe z. B. läßt sich auch durch noch so starke Strömungen keine gleichgerichtete Wirbelbewegung in der Oberfläche hervorrufen, und gleiches gilt für die Zellen eines sich furchen-

den Froscheies. Man könnte denken, daß eine Amöbe mit einem feinen festen Häutchen umgeben ist, welches die Ausführbarkeit dieses Wirbelversuches verhindert. Indessen sprechen eine ganze Reihe von Gründen sehr energisch gegen diese Annahme. Z. B. ist die eingangs geschilderte schier unbegrenzte Möglichkeit des Gestaltwechsels einer Amöbe, ihre eigentümliche, unregelmäßige Art der Fortbewegung unter beliebiger Bildung und Rückbildung unregelmäßig gestalteter Fortsätze oder Scheinfüßchen (Pseudopodien), ferner die Aufnahme- und Abgabefähigkeit großer geformter Nahrungspartikel an beliebigen Körperstellen usw. unvereinbar mit der Annahme einer festen Oberflächenhaut. Zum mindesten müßte dieses Häutchen sehr besondere Eigenschaften haben, die es z. B. wesentlich von einer Pflanzenzellhaut unterscheiden; es müßte fortwährend sich auflösen und sich neu bilden, sich vergrößern und verkleinern können usw.

Plastizität. Daneben zeigt die organisierte Substanz noch andere physikalische Eigentümlichkeiten, die wir nicht an einer normalen Flüssigkeit wahrnehmen können. Trotzdem, wie wir sahen, ihre Teilchen weitgehend beweglich sind, haben sie doch einen gewissen merkwürdigen Zusammenhang untereinander, welcher der lebenden Substanz die Eigenschaft der mechanischen Plastizität in nicht unbeträchtlichem Grade verleiht. Wenn man z. B. einer Amöbe durch Druck eine bestimmte, etwa eine sehr langgestreckte Form erteilt, so hat sie entsprechend dem Kapillaritätsgesetz von den Minimalflächen gewiß das Bestreben, sich durch Zusammenziehen zur Kugelform wieder mit einer kleineren Grenzfläche zu umgeben. Indessen braucht sie hierzu zuweilen ganz beträchtlich viel Zeit. Oder man kann durch schwache, aber langanhaltende Druck- und Zugwirkungen z. B. den Furchungszellen eines Froscheies eine fremde nicht kugelförmige Gestalt geben, die sie nachher noch stundenlang behalten. Besonders deutlich wird diese Verschiedenheit von lebender Substanz und einer gewöhnlichen Flüssigkeit gegenüber Druckwirkungen, wenn wir Plasma betrachten, in welches normale Flüssigkeitströpfchen, z. B. Öltröpfchen, eingebettet sind. Man findet solche Zellen etwa im Knochenmark des Frosches. Drückt man nun auf ein frisches derartiges Präparat mit der Spitze einer Nadel, so übt man offenbar einen Druck aus, der von der Druckstelle aus nach der Peripherie des Präparates allmählich abnimmt. Eine Ansammlung normaler Flüssigkeitströpfchen würde unter diesen Umständen sich von der Druckstelle weg an die Peripherie, d. h. an Stellen geringeren Druckes begeben. Dies tun nun wirklich die Öltröpfchen in den Knochenmarkzellen, nicht jedoch diese Zellen selbst. Vielmehr findet eine Trennung statt: Die Öltröpfchen schnellen an die Peripherie des Präparats, hindurch durch das Plasma der Markzellen, während die letzteren nur ihre Gestalt ändern, z. B. nur plattgedrückt werden. Dieser ebenfalls von L. Rhumbler angegebene Versuch zeigt an demselben Präparat einmal normale Flüssigkeitseigenschaften (die Beweglichkeit des Plasmas gegenüber den durchtretenden Öltröpfchen), anderseits jene mechanischen Besonderheiten, die etwa an die Plastizität weichen Tons erinnern, und welche diesen Gebilden die Eigentümlichkeiten des „festweichen" Zustandes geben.

Strukturen.

Schließlich bemerkt man auch, wie ein und dasselbe Tröpfchen organisierter Substanz, z. B. eine Eizelle, die verschiedenartigsten Veränderungen durchmacht, die nur mit einem fortwährenden Wechsel der physikalischen Beschaffenheit zwischen flüssig und fest erklärt werden können. Wir sehen z. B., daß in einer Eizelle nach der Befruchtung Strukturen aller Art auftreten, für welche nur die Annahme einer festen Beschaffenheit gerechtfertigt erscheint. So pflegt sich der sich teilende Kern mit einer Kugel von Plasmastrahlen zu umgeben, die aus verdichteter Substanz bestehen und die offenbar eine wesentliche Rolle für die mechanische Trennung der beiden Kernhälften und der zwei Tochterzellen voneinander spielen. In einer berühmten Streitfrage, die sich an diesen mechanischen Vorgang knüpft und zu entscheiden sucht, ob diese Plasmastrahlen „ziehen" oder „stemmen", ist die Annahme einer festen Beschaffenheit dieser Strahlen selbstverständlich. Aber auch andere Zellteile, z. B. die merkwürdigen Spaltungsprodukte des Kerns, die man Chromosomen nennt, zeigen durch ihre wohldefinierte Gestalt, die sie auch bei ihren Wanderungen im Plasma behalten, daß es sich hier um feste Produkte handeln muß. Auf der anderen Seite verschwinden solche Teile der organisierten Substanz häufig wieder nach Erfüllung ihrer Funktion; sie lösen sich wieder zu normalen Bestandteilen der organisierten Substanz auf. Man ist also weiterhin gezwungen, einen fortwährenden Wechsel in dem flüssig-festen Zustande der organisierten Substanz anzunehmen.

Es erhebt sich nun die wichtige Frage: Ist man tatsächlich gezwungen, eine vierte Formart, einen vierten Aggregatzustand für die lebende Substanz anzunehmen? Oder welche Erklärung kann die Wissenschaft für diese physikalischen Besonderheiten der organisierten Substanz geben? Mit der Antwort auf letztere Frage wollen wir uns im folgenden Abschnitt beschäftigen. Wir werden gleichzeitig sehen, daß eine nähere Erkenntnis des physikalischen Zustandes der organisierten Substanz uns in den Stand setzt, umgekehrt sogar auf einige Eigentümlichkeiten der oben besprochenen allgemeinen chemischen Reaktionen im lebenden Plasma ein Schlaglicht zu werfen.

C. Die organisierte Substanz als ein kolloides Gebilde.

Der kolloide Zustand.

Ungefähr gleichzeitig mit der Lehre von den radioaktiven Stoffen ist in den letzten Jahrzehnten eine neue physikalisch-chemische Wissenschaft entstanden, die dazu berufen erscheint, nicht nur auf die Besonderheiten des physikalischen Zustandes der organisierten Substanz, wie wir sie im vorigen Abschnitt skizzierten, Licht zu werfen, sondern auch eine Reihe chemischer Eigentümlichkeiten im biologischen Geschehen unserem Verständnis näher zu bringen. Es ist dies die Wissenschaft von dem sog. kolloiden Zustand der Stoffe, die Kolloidchemie. Der Name Kolloidchemie stammt von einem der typischen Vertreter der Stoffe ihres Erscheinungsgebiets, dem Leim (*colla*). Schon dieser Name weist auf die große Wichtigkeit dieser neuen Wissenschaft auch für die Erkenntnis der physikalisch-chemischen Besonderheiten der organisierten Substanz hin. Denn schon ohne nähere Untersuchung sind die physikali-

schen Ähnlichkeiten etwa zwischen einer stark gequollenen Leimgallerte und organisierter Substanz aller Art in die Augen fallend.

Es ist nun hier nicht möglich, eine Schilderung der Hauptresultate dieser neuen Wissenschaft, der Kolloidchemie, zu geben, die auch nur in erster Annäherung ihrer Mannigfaltigkeit und Wichtigkeit angemessen wäre. Eine nähere Orientierung findet der Leser in den Lehrbüchern der Kolloidchemie (s. Anhang: Literatur). Für das Verständnis der nächsten Seiten mögen die folgenden Bemerkungen genügen.

Zerteilungen. Kolloide Gebilde gehören zu den sog. Zerteilungen (dispersen Systemen). Man denke sich z. B. ein Stückchen Gold oder einen Tropfen Öl in einer gegebenen Wassermenge in immer kleinere Teilchen oder Tröpfchen zerteilt. Sind die Teilchen oder Tröpfchen so groß, daß man sie etwa unter dem Mikroskop noch erkennen kann, so pflegen sie sich in der Regel noch abzusetzen oder aufzurahmen, je nachdem, ob sie schwerer oder leichter als Wasser sind. Es ist aber jedem bekannt, daß es z. B. so fein zerteilten Sand gibt, daß er stundenlang im Wasser schweben bleibt, ohne sich abzusetzen, und ebenso brauchen die mikroskopisch noch gut sichtbaren Fettröpfchen der Milch geraume Zeit, um einigermaßen vollständig an die Oberfläche zu gelangen. Denken wir uns nun diese Teilchen noch feiner zerteilt, so gelangen wir zu Gebilden, bei denen der zerteilte Stoff sich tatsächlich gar nicht mehr (oder erst nach Wochen und Monaten) freiwillig abscheidet. Solche Zerteilungen nennt man Kolloide. Sie sind so fein, daß man sie auch unter dem Mikroskop nicht mehr erkennen kann, obgleich das letztere uns noch Teilchen von ca. eintausendstel Millimeter (1 μ) unterscheiden läßt. Wohl aber kann man das Vorhandensein dieser Teilchen nachweisen durch das „Sonnenstäubchenphänomen". Jeder von uns hat einmal gesehen, wie ein starker einseitiger Lichtstrahl, z. B. ein Sonnenstrahl, der durch einen Spalt im Fensterladen dringt, uns Staubteilchen zeigt, die wir bei gewöhnlicher allseitiger Beleuchtung nicht erkennen können. Zuweilen sind diese Staubteilchen so klein, daß man sie nicht mehr selbst genau erkennt, sondern nur einen gleichmäßig hellen Lichtkegel wahrnimmt. Einen solchen Lichtkegel sieht man nun auch in kolloiden Gebilden, und wenn man diesen Kegel unter dem Mikroskop betrachtet, so gelingt es vielfach auch die einzelnen Teilchen zu erkennen, die wie kleine Sterne das Licht nach allen Seiten ausstrahlen. Man nennt eine Vorrichtung zur Erzeugung und mikroskopischen Betrachtung eines Sonnenstäubchenphänomens ein Ultramikroskop. Eine der eigentümlichsten Erscheinungen, die ein solches Ultramikroskop zeigt, besteht darin, daß die kolloiden Teilchen sich in außerordentlich lebhafter Bewegung befinden. Sie zittern, tanzen, drehen sich unaufhörlich, so daß man unwillkürlich an einen Mückenschwarm in der Abendsonne erinnert wird. Man nennt diese Bewegung zu Ehren des Botanikers R. Brown, der sie auch an etwas größeren Partikelchen zuerst gesehen und beschrieben hat, die Brownsche Bewegung und weiß heute, daß diese Bewegung nie aufhört, nicht von äußeren Kräften wie Wärme, Licht, Erschütterungen usw. stammt, sondern ein Ausdruck innerer Vorgänge in jeder Flüssigkeit ist. Sie

entspricht ungefähr der lange hypothetisch angenommenen Bewegung der kleinsten Teilchen, der „Molekeln" in Gasen, wie daraus hervorgeht, daß z. T. dieselben Gesetze für die Brownsche Bewegung gelten, die vorher theoretisch für die Bewegungsvorgänge der Molekeln in Gasen abgeleitet worden waren, und die man auch z. B. für die in einer Salzlösung gelösten Salzmoleküle annimmt.

Offenbar haben also kolloide Gebilde eine ganze Reihe von Ähnlichkeiten mit Lösungen, etwa solchen von Salz oder Zucker in Wasser. Auch in diesen muß man den betreffenden gelösten Stoff in außerordentlich feiner Verteilung, man sagt: in „molekularer" Zerteilung, annehmen, und auch in solchen Lösungen scheidet sich der molekular zerteilte Stoff im allgemeinen nicht freiwillig aus. Immerhin aber sind kolloide Lösungen keineswegs identisch mit molekularen Zerteilungen, sondern stellen gröbere Gebilde dar, die zwischen mikroskopischen Aufschwemmungen und molekularen Lösungen stehen. Während man den Molekülen einen Durchmesser von etwa 1 millionstel Millimeter und weniger zuschreiben muß, besitzen kolloide Teilchen eine Größe von etwa 1 zehntausendstel bis herab zu etwa 1 millionstel Millimeter Durchmesser. Es ist sehr wichtig, daß man ein und denselben Stoff, etwa Gold oder Kochsalz, in allen diesen Zerteilungsgraden herstellen kann, sowohl als eine grobe Aufschwemmung, als ein Kolloid, als auch schließlich als eine molekulare Lösung.

Diffusion und Dialyse.

Dieser verschiedene Grad der Zerteilung eines Stoffes in mikroskopischer Aufschwemmung, kolloidaler und molekulardisperser Lösung hat nun auch auf das physikalisch-chemische Verhalten dieser Gebilde einen großen Einfluß. So ist bekannt, daß beispielsweise eine konzentrierte Zuckerlösung, über die man vorsichtig ein Quantum reines Wasser geschichtet hat, allmählich sich mit letzterem vermischt, auch wenn alle Strömungen und Erschütterungen auf das sorgfältigste ausgeschaltet werden. Der molekular gelöste Zucker wandert von Stellen höherer Konzentration an solche von niedrigerer: er diffundiert. Solche Diffusionserscheinungen zeigen nun kolloide Lösungen nur wenig oder gar nicht, ebensowenig wie grobe mikroskopische Aufschwemmungen; eine kolloide Eiweißlösung z. B. vermischt sich selbsttätig nicht oder nur äußerst langsam mit reinem über sie geschichtetem Wasser. Ferner dringen molekular gelöste Stoffe in der Regel ohne Schwierigkeiten durch tierische und pflanzliche Membranen wie durch Fischblase, durch Schilfschläuche, ferner durch Pergamentpapier usw. Man sagt, diese Stoffe dialysieren durch solche Membranen. Für kolloide Lösungen ist es dagegen charakteristisch, daß sie nicht dialysieren, mit anderen Worten, von solchen Membranen zurückgehalten werden. Es läßt sich also offenbar mit Hilfe von solchen Vorrichtungen zur Dialyse eine Trennung von kolloiden und molekularen Zerteilungen vornehmen. In der Tat haben solche dialytische Untersuchungen vor ca. 50 Jahren den Engländer Thomas Graham zum ersten Male veranlaßt, eine Unterscheidung zwischen kolloiden und molekularen Lösungen aufzustellen.

Suspensoide und Emulsoide.

Von den vielen möglichen Arten solcher kolloider Zerteilungen, die man sich denken könnte, sind zwei von besonderer Wichtigkeit. Es sind dies einmal kolloide Zerteilungen eines festen Körpers, z. B. von Gold, in Wasser,

anderseits Zerteilungen einer Flüssigkeit, z. B. von Öl, in Wasser. Man nennt erstere Art von Kolloiden Suspensionskolloide, letztere (die also einen flüssigen fein zerteilten Stoff enthalten) Emulsionskolloide, abgekürzt Suspensoide und Emulsoide. Diese zwei Klassen von Kolloiden unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht und haben auch unter sich noch verschiedene Abarten. Besonders wichtig sind hier diejenigen Emulsoide, in denen die kolloid zerteilte Flüssigkeit eine ähnliche Zusammensetzung hat wie das Medium, in dem sie schwebt. Stellen wir uns z. B. zwei verschieden konzentrierte Zuckerlösungen vor, und nehmen wir an, wir könnten die eine derselben, die konzentriertere, in außerordentlich feinen Tröpfchen in der anderen verdünnteren verteilen, ohne daß sich beide Lösungen mischen. Wir hätten dann ein derartiges Emulsoid, in dem der zerteilte Stoff qualitativ dieselbe Zusammensetzung hat wie das Medium. Man nennt solche Emulsoide, in denen der zerteilte Stoff gleichsam eine Neigung hat, sich mit dem Wasser zu verbinden, hydrophile oder besser hydratisierte Emulsoide.

Die Zahl von Stoffen in kolloidem Zustande, die wir kennen, ist überaus groß. Nicht nur die meisten Eiweißkörper, viele pflanzliche und tierische Produkte wie Zellstoff, Stärke, Kautschuk, Horn, Leder, Käsestoff usw. treten in kolloidem Zustande auf, sondern auch viele anorganische und im Laboratorium dargestellte Stoffe wie Metalle, organische und anorganische Farbstoffe, Ton, Glas, Zement usw. sind uns kolloid bekannt. Ganze große Industrien wie Gerberei, Färberei, Photographie, die Kautschuk- und Zelluloid-, die Ton- und Zementindustrie usw. usw. beschäftigen sich vorwiegend mit solchen Stoffen in kolloidem Zustand. Ja, die neuere Kolloidchemie hat zu dem Schluß geführt, daß grundsätzlich jeder Stoff in kolloider Zerteilung dargestellt werden kann, falls man nur ein geeignetes Medium ausfindig macht. In der Tat kennt man z. B. kolloides Kochsalz und kolloides Wasser oder Eis. Die Kolloidchemie ist infolgedessen weniger die Wissenschaft von den kolloiden Stoffen als vielmehr die Lehre vom kolloiden Zustand der Stoffe, den grundsätzlich alle Stoffe annehmen können. Ganz ähnlich beschäftigt sich ja auch die allgemeine Kristallographie mit einem besonderen physikalischen Zustand, der von den meisten Stoffen angenommen werden kann.[1])

Biokolloide. Die meisten Eiweißkörper nun, die wir kennen, sowie viele Lipoide — damit aber auch der wesentlichste Teil der organisierten Substanz selbst —, befinden sich in einem solchen kolloiden Zustande. Und zwar gehören die Eiweißkörper und ein Teil der Lipoide vorwiegend zu den emulsoiden Kolloiden, im besonderen auch zu den hydratisierten Emulsoiden. Wir nehmen mit anderen Worten bei einer Eiweißlösung an, daß mehrere Eiweißmoleküle mit viel Wasser zu kolloiden Teilchen verbunden in einem Medium schweben, das selbst vorwiegend aus Wasser besteht. In der Tat zeigt nun auch die ultramikroskopische Betrachtung lebender organisierter Substanz, daß wir es hier mit typischen Kolloiden, sogar mit einem Gemisch verschiedenartigster Kolloide und gröberer

1) Diese Ausführungen über die allgemeinsten Ergebnisse und Definitionen der Kolloidchemie müssen hier genügen.

Zerteilungen zu tun haben. Man findet das Plasma durchsetzt mit zahllosen Teilchen der verschiedensten Größe, z. T. in lebhafter Brownscher Bewegung. Fortwährend vereinigen oder lösen sich Teilchen voneinander, verschwinden oder entstehen, man sieht, wie auch im innersten Aufbau der organisierten Substanz ein fortwährender Wechsel besteht. Kolloidchemisch gesprochen, sind die Kolloide der organisierten Substanz andauernd Zustandsänderungen ausgesetzt. Sie verändern mit anderen Worten fortwährend ihre Größe, vermutlich auch die Menge Wasser, mit der sie verbunden sind, sie häufen sich an irgendeiner Stelle an und lassen eine andere verhältnismäßig leer usf. Man nennt in der Kolloidchemie speziell die Anhäufung und Vereinigung kolloider Partikelchen zu größeren Teilchen Koagulation oder Gelbildung, den entgegengesetzten Vorgang, also die Aufteilung gröberer Partikel zu kolloiden Teilchen Peptisation oder Solbildung. Derartige Vorgänge finden nun in der organisierten lebenden Substanz ununterbrochen in verschieden großem Maßstabe statt, und man könnte den chemischen Vorgängen der Assimilation und Dissimilation diese beiden physikalischen Prozesse der Koagulation und Peptisation als Parallele gegenüberstellen.

Sole und Gele.

Solche emulsoide Kolloide wie die Eiweißlösungen in ihren verschiedenen Zustandsformen als Sole und als Gele zeigen nun tatsächlich auch im Reagenzglas die physikalischen Eigentümlichkeiten, die wir im vorangehenden Abschnitt an der organisierten Substanz beschrieben haben. Zunächst können auch sie außerordentlich viel Wasser enthalten, ohne damit völlig formlos zu werden oder einfach in das umgebende Medium hinein zu diffundieren wie etwa eine Salzlösung. Es sind Gallerten bekannt, die so fest sind, daß man sie mit einem Messer in Stücke schneiden kann, obschon sie weniger als 1% Trockensubstanz enthalten. Unter anderen Versuchsbedingungen, z. B. bei etwas höheren Temperaturen, verhalten sie sich wie normale Flüssigkeiten: sie fließen, wenn auch gelegentlich langsam, sie lassen sich nur schwierig zusammendrücken, sie zeigen alle Kapillaritätserscheinungen usw. Auf der anderen Seite aber kann man an ihnen auch alle die Abweichungen von normalen Flüssigkeiten nachweisen, die wir oben bei der physikalischen Analyse der lebenden organisierten Substanz fanden. Die Oberfläche eines solchen Gels wird keineswegs durch Darüberblasen oder ein Darüberhinwegströmen von Wasser in gleichgerichtete Wirbelbewegungen versetzt. Auch einem solchen Gel kann man vorübergehend eine bestimmte Gestalt erteilen, die es einige Zeit beibehält, namentlich wenn man solche Formänderungen langsam und andauernd vornimmt usw. Insbesondere aber ändert sich der Zustand derartiger Gallerten außerordentlich leicht auch bei den anscheinend geringfügigsten Änderungen der Temperatur, des Wassergehalts, der chemischen Beschaffenheit des Gebildes usf. Schon Graham tat den Ausspruch, daß in solchen Kolloiden nie Ruhe herrsche, daß scheinbar spontan, d. h. aus geringfügigen unbekannten Ursachen, Zustandsänderungen aller Art auftreten, ganz genau so wie wir dies bei der mikroskopischen wie ultramikroskopischen Betrachtung von lebender organisierter Substanz sahen.

Die chemische Analyse sowohl wie die ultramikroskopische zeigt, daß wir

Kolloide Strukturen.

in einem einzigen Tropfen organisierter Substanz, z. B. in einer Amöbe, viele verschiedene Eiweißkörper und andere Stoffe, in entsprechender Weise auch viele verschiedene kolloide und molekulare Lösungen vor uns haben. Hinzu kommen aber noch gröbere Zerteilungen, als Kolloide es sind, größere feste und flüssige Partikel. Ja aus den hervorragenden Untersuchungen von O. Bütschli geht hervor, daß eine besondere, mikroskopisch erkennbare Verteilung der Bestandteile der organisierten Substanz außerordentlich weit verbreitet, vielleicht sogar charakteristisch für jede Probe organisierter Substanz ist. Man findet sehr häufig eine sog. schaumige, wabige oder netzige Struktur im lebenden Plasma, d. h. ein Gemisch von Substanzen, das die allergrößte Ähnlichkeit mit einer Emulsion, einer Mischung zweier nicht völlig mischbarer Flüssigkeiten hat. Zahlreiche Tröpfchen zuweilen gleicher, zuweilen aber auch sehr verschiedener Größe liegen dicht nebeneinander, so daß sie sich manchmal wie Bienenwaben gegenseitig abplatten. Der Durchmesser dieser Wabenräume variiert beträchtlich; neben mikroskopisch bequem wahrnehmbaren Strukturen finden sich solche, die speziell in lebendem Zustande hart an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen. An diese schließen sich dann weiterhin die erwähnten ultramikroskopischen Strukturen an.

Es ist nun von großem Interesse, daß auch dieses zuweilen heftig angegriffene Theorem von einer allgemein verbreiteten Mikrostruktur der organisierten Substanz durch kolloidchemische Versuche im Reagenzglas eine wichtige Stütze erhält. Es zeigt sich nämlich, daß beim Vermischen verschiedener Kolloide, etwa von Gelatine und Agar (einem pflanzlichen Stoff) oder auch von Stärke und Gelatine usw. nicht stets eine völlige Durchmischung der wässerigen Flüssigkeiten stattfindet, sondern daß sich je nach den Herstellungsbedingungen verschieden große Tröpfchen des einen Kolloids im anderen erhalten. Die gleichzeitige Anwesenheit verschiedener Kolloide ermöglicht also schon das Auftreten solcher Wabenstrukturen, wie wir sie nach Bütschli allgemein für die organisierte Substanz annehmen sollen. Wie angemessen aber diese Vorstellungen der Erfahrung sind, geht vielleicht am besten daraus hervor, daß O. Bütschli an Tropfen ähnlicher Kolloidgemische nicht nur tagelang freiwillige Bewegungserscheinungen wahrnehmen konnte, die kaum von denen einer Amöbe zu unterscheiden waren, sondern daß es ihm an demselben Material gelang, derartig komplizierte Erscheinungen, wie sie die Kern- und Zellteilung einer lebenden Zelle einleiten, auf das täuschendste nachzuahmen.

Biophysik als Kolloidphysik.

Es besteht heute kein Zweifel mehr daran, daß die allgemeine Physik der organisierten Substanz zu ihrem größeren Teile enthalten ist in der Physik emulsoider Kolloide und Kolloidgemische. Eine Fülle von Erscheinungen in der organisierten Substanz findet schon jetzt durch den Vergleich mit den entsprechenden Eigentümlichkeiten kolloider Gebilde im Reagenzglas ihre ansprechende Erklärung. Dabei muß noch berücksichtigt werden, daß die Kolloidchemie eine noch junge Wissenschaft ist und daß mit ihrer Weiterentwicklung auch die Möglichkeiten einer kolloidchemischen Analyse der organisierten Substanz noch weiter zunehmen. Allerdings liegen heute schon so zahlreiche derartige Mög-

lichkeiten vor, daß die Forschung schon mit den jetzigen kolloidchemischen Mitteln eine überwältigend reiche Ernte auf biologischem Gebiete vor sich sieht. Und was die oben gestellte Frage nach einem eventuellen vierten Aggregatzustand, der durch die organisierte Substanz repräsentiert wird, anbetrifft, so erledigt sich diese Frage dahin, daß es sich hier nicht um Eigenschaften von einheitlichen Stoffen, sondern um Eigenschaften von Zerteilungen handelt, nämlich um die Eigenschaften von gewissen Kolloiden und ihren Gemischen. Damit scheidet diese Frage aber aus dem Bereich des spezifisch Biologischen aus; es bleibt den Kolloidchemikern überlassen, in welcher Weise sie die physikalischen Eigenschaften ihres Materials mit der Physik einheitlicher Stoffe in Beziehung setzen.

Kolloidchemie der Wasserbindung.

Von den zahlreichen Anwendungen, welche die Kolloidchemie in neuerer Zeit bei der physikalisch-chemischen Analyse allgemeiner biologischer Probleme gefunden hat, sei hier nur noch eine genannt: die kolloidchemische Theorie der Wasserbindung in der organisierten Substanz. Welches sind die Kräfte, die das Wasser im Plasma festhalten und die es zustande bringen, daß die organisierte Substanz z. B. im Zustande des Wachsens so außerordentliche Wassermengen aufnimmt? Bis vor wenigen Jahren war man ganz allgemein der Ansicht, daß die sog. osmotischen Kräfte hier heranzuziehen wären. Man beobachtet solche osmotische Erscheinungen, wenn man eine molekulare Lösung in ein Gefäß bringt, das durch eine Membran verschlossen ist, welche wohl dem Wasser, nicht aber der gelösten Substanz selbst den Durchtritt gestatten. Diese gelöste Substanz zieht dann das Wasser an durch die Membran hindurch; dies ist der Vorgang der Osmose. In analoger Weise dachte man sich die organisierte Substanz stets mit derartigen halbdurchlässigen Membranen umgeben und führte die Erscheinung der Wasserbindung sowie die positiven oder negativen Änderungen des Wassergehalts zurück auf Konzentrationsänderungen der innerhalb der Membran befindlichen molekularen Substanzen. In neuerer Zeit ist nun immer deutlicher geworden, daß solche Membranen und die ihnen entsprechenden osmotischen Vorgänge sehr viel seltener sind als man angenommen hatte, und daß diese Erscheinungen nur in beschränkten Fällen, z. B. bei Pflanzenzellen oder tierischen Eiern auftreten, keinesfalls jedoch das ganze Problem lösen können. Es hat sich vielmehr mit großer Deutlichkeit gezeigt, besonders durch die Untersuchungen des Deutsch-Amerikaners Martin H. Fischer, daß es die wasserbindenden Eigenschaften nicht der molekularen, sondern vielmehr der kolloiden Bestandteile der organisierten Substanz sind, welche bei der Frage der Wasserbindung und Wasserbewegung die Hauptrolle spielen. Es handelt sich vorwiegend um Quellungs- und Entquellungsphänomene, wie wir sie auch an Leimtafeln oder an anderen getrockneten kolloiden Eiweißstoffen wahrnehmen können. So wird z. B. die Wasseraufnahme einer Gelatineplatte außerordentlich stark gesteigert durch die Gegenwart schon minimaler Säuremengen; selbst die schwache Kohlensäure bewirkt eine Zunahme der von einem solchen Kolloid gebundenen Wassermenge. In analoger Weise weiß man z. B., daß wachsende Pflanzenteile gelegentlich eine deutliche saure Reaktion zeigen, was also auch die gewaltige

Wasseraufnahme solcher Teile unmittelbar erklären würde. Ja auch Fälle exzessiver Wasserbindung, wie wir sie in den pathologischen Fällen des sog. Ödems vor uns haben, finden auf dieser kolloidchemischen Basis ohne weiteres ihre Erklärung, da man fast in allen Fällen solcher Erkrankungen das Vorhandensein von abnorm großen Säuremengen im Organismus als primäre Erkrankungsursache nachweisen kann. Das Wasserbindungsvermögen der Kolloide wird auch in der verschiedenartigsten Weise von Salzen und anderen Stoffen beeinflußt, so daß auch weitere Phänomene, welche schlecht mit der osmotischen Theorie in Übereinstimmung zu bringen waren, durch die Kolloidtheorie eine zuweilen überraschend einfache Erklärung finden. Zu solchen Erscheinungen gehören u. a. auch die Giftwirkungen konzentrierterer Salzlösungen wie die des Seewassers auf Süßwassertiere und vieles andere mehr.

Kolloidchemie und Biochemie.

Die kolloidchemische Auffassung der organisierten Substanz als eines Gemisches verschiedener Zerteilungen, bestehend aus molekularen Lösungen, Kolloiden und noch gröberen Teilen, ermöglicht aber weiterhin auch eine ganze Reihe von Ausblicken auf die chemischen Reaktionen in der organisierten Substanz. Folgende zwei Beispiele mögen dies demonstrieren. Es ist oben gelegentlich die Frage aufgeworfen worden, wie es möglich ist, daß in einem vorwiegend aus Flüssigkeit bestehenden Gebilde so vielerlei Stoffe nebeneinander bestehen, so viele Reaktionen nebeneinander verlaufen können, ohne daß völlige Vermischung und Unordnung entsteht. Nun zeigen aber die oben erwähnten Versuche mit Kolloidgemischen, daß zwei Stoffe, obschon sie in demselben Lösungsmittel zerteilt sind, sich keineswegs völlig vermischen müssen, sondern im Gegenteil in Tröpfchenform nebeneinander bestehen können. Die große Mannigfaltigkeit der mikroskopischen und ultramikroskopischen Strukturen in der organisierten Substanz legt die Folgerung nahe, daß auch die verschiedenen chemischen Bestandteile des Plasmas, speziell diejenigen in kolloidem Zustande, sich in analoger Weise unvermischt erhalten können. Wie F. Hofmeister in ansprechender Weise ausgeführt hat, kann man sich geradezu vorstellen, daß die einzelnen Tröpfchen und Wabenräume, oder vielleicht richtiger: die verschiedenen Arten solcher Tröpfchen jede für sich eine Art von kleinen Speziallaboratorien darstellt, in denen ungehindert von der Umgebung nur eine oder einige Reaktionen ausgeführt werden. Eine derartige Lokalisation chemischer Vorgänge innerhalb eines solchen Gemisches verschiedener Zerteilungen würde auch noch begünstigt dadurch, daß ein großer Teil der reagierenden Stoffe und der Reaktionsprodukte selbst kolloid ist, mit anderen Worten, sich nicht selbsttätig vermischt oder diffundiert.

Sodann sei schließlich noch auf folgenden Punkt hingewiesen, in dem die Kolloidchemie wesentlich zur Erklärung auch des Chemismus der organisierten Substanz beiträgt. Es wurde oben darauf hingewiesen, daß viele chemische Reaktionen in der lebenden Substanz nur schwierig oder nur auf Umwegen im Laboratorium nachzuahmen sind. Nun gibt es eine große Anzahl von chemischen Reaktionen, die an Grenzflächen stattfinden, und deren Geschwindigkeit vorwiegend durch die Größe dieser Flächen bestimmt wird. Man denke

z. B. an die Auflösung eines Stückes Metall in Säure oder vielleicht, obschon es sich hier vermutlich nicht um einen chemischen Vorgang handelt, an die Auflösung von Zucker in Wasser. Es ist offenbar ein großer Unterschied, ob man ein Gramm Zucker in staubfeiner Form oder als Kandiszuckerkristall in einem gegebenen Volum Wasser auflöst; der Vorgang findet unvergleichlich schneller im ersteren Falle statt. Oder aber man denke an die entzündenden Wirkungen einer minimalen Menge von fein verteiltem Platin auf Benzindämpfe, wie wir sie in den bekannten kleinen Taschenfeuerzeugen vor uns haben, — verglichen mit der absoluten Wirkungslosigkeit eines Stückes massiven Platinblechs vom hundert- und tausendfachen Gewicht. Der ganze Unterschied, welcher hier im ersteren Falle eine so heftige Reaktion veranlaßt, beruht darauf, daß das Platin im Feuerzeug eine immens große Oberfläche hat, trotz seines viel geringeren Gewichts. Es ist überraschend, wenn man sich überlegt, wie außerordentlich schnell mit wachsender Zerteilung die Gesamtoberfläche eines gegebenen Stoffvolums zunimmt. Denken wir uns etwa ein Kubikzentimeter Gold in Würfelform dezimal zerteilt zu immer kleineren Würfeln weiter und weiter bis herab zu den Dimensionen, die für kolloide Teilchen charakteristisch sind, so erhalten wir eine Gesamtoberfläche von 600 Quadratmetern! Es erscheint einleuchtend, daß solche chemische Reaktionen, die zunächst an Grenzflächen verlaufen, ganz erhebliche Geschwindigkeiten annehmen werden, sowie sie sich z. B. in kolloiden Zerteilungen abspielen. Da nun aber die organisierte Substanz, wie wir sahen, ein Gemisch von Zerteilungen aller Art darstellt, so haben wir hier die denkbar günstigsten Bedingungen für derartige chemische Reaktionen und gleichzeitig eine Erklärung dafür, warum manche chemische Vorgänge in der lebenden Substanz viel leichter und in viel größerem Ausmaß vor sich gehen als unter den gewöhnlichen Laboratoriumsbedingungen. Ja es erscheint überaus wahrscheinlich, daß ein großer Teil der Fermentwirkungen auf solche Beschleunigungen chemischer Vorgänge infolge ungeheuer großer Reaktionsflächen zurückzuführen ist: denn gerade die Fermente befinden sich in der Mehrzahl selbst in kolloidem Zustande.

Es sind hiermit nur einige Andeutungen gegeben von den überwältigend reichen Anregungen, welche die Kolloidchemie gerade für die Frage nach den allgemeinsten physikalischen und chemischen Eigenschaften der organisierten Substanz zu bieten vermag. Die Kolloidchemie ist heute das gelobte Land der allgemeinen Biologie. Dies ist nicht nur die Meinung des Verfassers, sondern die vielfach ausgesprochene Ansicht der größten Biologen unserer Zeit. „Wir können sagen, daß die Lebensprozesse sich nur in einem kolloiden Medium abspielen, daß es außer dem kolloiden Zustand der Materie kein Leben gibt, genauer gesprochen, daß das Erscheinen der Eiweißkolloide auf der Erde die unerläßliche Bedingung des Beginns der lebenden Wesen darstellte," sagt z. B. F. Bottazi.

D. Die allgemeinsten biologischen Kriterien.

Die biologischen Elementarfunktionen.

Wir haben in den vorangehenden Abschnitten zu zeigen versucht, welche allgemeinen Eigenschaften und Reaktionen der Chemiker, der Physiker und

schließlich der Kolloidchemiker als charakteristisch für die organisierte Substanz ansieht. Auch der überzeugteste Vertreter der Auffassung, daß die Biologie in letzter Linie eine auf eine spezielle Klasse von Naturerscheinungen angewandte Physik und Chemie ist, wird heute nicht in der Lage sein, eine auch nur annähernd erschöpfende rein physikalisch-chemische Definition der organisierten Substanz zu geben. Gewiß umgrenzen Überlegungen, von denen in den vorangehenden Abschnitten ein kleiner Teil vorgetragen wurde, den Begriff der organisierten Substanz schon in relativ plastischer Form, und es besteht kein Zweifel, daß eine ausführlichere Darlegung auch diese physikalisch-chemische Definition noch genauer und überzeugender zu entwickeln vermöchte. Aber es könnte sich hier ersichtlich vorwiegend nur um eine Spezialisierung und Präzisierung handeln; es bleibt tatsächlich immer noch ein Rest von Eigentümlichkeiten auch an den primitivsten Organismen übrig, für den wir heute noch keinen einfachen physikalisch-chemischen Ausdruck besitzen. Sodann aber müssen wir auch die schon bekannten physikalisch-chemischen Einzelvorgänge des biologischen Geschehens zusammenfassend einordnen unter die Begriffe, welche, wie in der Einleitung erwähnt, die spezifisch biologischen Kennzeichen der organisierten Substanz darstellen, diejenigen Komplexe und Kombinationen einfacherer Prozesse, welche die Organismen kennzeichnen im Gegensatz zu anderen Komplexen und Kombinationen, wie sie etwa die Mineralien darstellen. Wir müssen also schließlich noch den Biologen danach fragen, was er als die allgemeinsten und integrierenden Kriterien der organisierten Substanz ansieht.

Die allgemeinsten biologischen Erscheinungen, die wir kennen, bestehen in der Ernährung, dem Wachstum, der Erhaltung, der selbsttätigen Bewegung, der Fortpflanzung samt der Vererbung und schließlich in den regulatorischen Prozessen, welche alle diese Prozesse miteinander verknüpfen. In der Tat verlangt ein Biologe, falls er irgendeinen Naturkörper als lebendig anerkennen will, den Nachweis des Vorhandenseins dieser sechs bis sieben großen Erscheinungskomplexe. Es handelt sich dabei nicht um Begriffe, die auf Grund irgendwelcher theoretischer Spekulationen als charakteristisch für die organisierte Substanz erklärt worden sind. Wir haben es vielmehr mit rein induktiv gewonnenen Resultaten zu tun. Weil der Biologe diese Phänomene an allen ihm in der Natur gebotenen Organismen wahrnimmt, darum sieht er in ihnen die allgemeinsten biologischen Kriterien der organisierten Substanz.

Ernährung. Der Begriff der Ernährung enthält unter anderem die merkwürdigen Tatsachen der Auswahl angemessener geformter und ungeformter Nahrung seitens des betreffenden Organismus. Aus zahllosen zur Verfügung stehenden Stoffen wählt eine Amöbe oder niedere Pflanze, z. B. ein Bakterium, in der Regel nur einige bestimmte Stoffe aus. Weiterhin umfaßt das biologische Problem der Ernährung die schon früher angedeuteten Vorgänge der Assimilation fremder Stoffe in solche, die dem betreffenden Organismus eigentümlich sind, ferner die Dissimilationsprozesse, die zur Umwandlung und Ausstoßung unnützer und schädlicher Stoffe führen. Auch die Bildung und Aufspeicherung von Reservestoffen, Vorgänge, die man ebenfalls schon bei den primitivsten Organismen wahrnimmt, gehören hierher.

Unter Wachstum versteht man in einfachsten Fällen die Volum- und Gewichtsvermehrung eines begrenzten Quantums organisierter Substanz. Bei einer etwas höheren Organisationsstufe treten auch gesetzmäßige Änderungen in der Struktur, der Form hinzu. Wachstum.

Die organisierte Substanz besitzt fernerhin die Fähigkeit, ihre verschiedenen Funktionen gewisse Zeit hindurch zu erhalten, unbeschadet mannigfaltiger Variationen der Außenbedingungen. In absolutem Maße variiert zwar die Lebenszeit verschiedener Organismen erheblich; neben der vielleicht nur auf Stunden zu berechnenden Existenz mancher Bakterien finden wir tausendjährige Bäume. Immerhin aber müssen wir die Fähigkeit, eine wenn auch beschränkte Zeit konstante Reaktionen zu liefern, als charakteristisch für die organisierte Substanz ansehen. Unter den Begriff der Erhaltung gehört auch die Erscheinung der Anpassung, d. h. die Fähigkeit organisierter Substanz, auf Änderungen innerer oder äußerer Lebensbedingungen mit solchen Reaktionen zu antworten, daß die Hauptsumme der Lebenstätigkeiten stets erhalten bleibt.

Auch die selbsttätige Bewegung ist ein sehr allgemeines Kriterium der organisierten Substanz, wennschon vielleicht diese Eigenschaft nicht so wesentlich ist wie die anderen angeführten. Man hat dabei zu unterscheiden selbsttätige Bewegungen des Organismus, Bewegungen einzelner Organe und schließlich die Bewegungen innerhalb eines einzigen Klümpchens lebender Substanz, wie sie etwa in den Vorgängen der Kern- und Zellteilung und schließlich in den Protoplasmaströmungen vor uns liegen. Die Erkenntnis insbesondere der Bewegungen ganzer Organismen und ihrer Organe hat in den letzten Jahrzehnten einen wesentlichen Fortschritt gemacht durch die Feststellung, daß viele dieser Bewegungen gerichtete Bewegungen oder Tropismen sind, gerichtet nämlich nach gewissen physikalisch-chemischen Faktoren wie Licht, Wärme, Schwerkraft, chemische Änderung des Milieus usw. Diese Erkenntnis gilt sowohl für die Bewegungen der Pflanzen wie der Tiere, ferner sowohl für manche Bewegungen höher organisierter als auch ganz primitiver Organismen. Bewegung.

Als besonders charakteristisch erscheint für die organisierte Substanz ihre Fähigkeit, sich fortzupflanzen, wobei ihre wesentlichen Eigenschaften bei den Nachkommen wieder auftreten, vererbt werden. In den einfachsten Fällen besteht die Fortpflanzung in einer Teilung des Organismus in kleinere; eine Amöbe oder ein Bakterium zerfällt in mehrere Tochterindividuen. Auf einer etwas höheren Organisationsstufe tritt die Erscheinung der Geschlechtlichkeit auf. Es bilden sich zweierlei Zellen, meist von verschiedener Größe und vermutlich stets von abweichender chemischer Zusammensetzung, die sich erst vereinigen und dann durch Teilung des ganzen Komplexes fortpflanzen. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß dies Phänomen der Geschlechtlichkeit viel verbreiteter ist, als man früher annahm, und daß schon im Lebenszyklus vieler Amöben derartige Verschmelzungen zweier Lebewesen zum Zwecke ergiebigerer Fortpflanzung eintreten. Fortpflanzung.

Endlich ist das ganze Getriebe der Lebenserscheinungen auch des primitivsten Organismus durchzogen von Erscheinungen, die man als Regulatio- Regulationen.

nen bezeichnet. Alle die genannten biologischen Vorgänge sind gleichsam verkoppelt miteinander. So führt zuweilen eine besonders reichliche Ernährung zu ebenfalls starker Fortpflanzung; manchmal löst auch gerade umgekehrt Nahrungsmangel Vermehrung aus. Umgekehrt steigert z. B. die geschlechtliche Vereinigung zweier Zellen vielfach nicht nur die Fortpflanzung, sondern auch die übrigen Lebensfunktionen wie das Wachstum, die spontane Beweglichkeit usw. Es hat den Anschein, als ob man umgekehrt nicht eine Funktion beeinflussen kann, ohne daß nicht irgendeine qualitative oder quantitative Wirkung auf die anderen Lebensfunktionen nachgewiesen werden könnte.

Zum Schluß sei noch hervorgehoben, daß erst das *gleichzeitige* Vorhandensein *aller* dieser physikalisch-chemischen und biologischen Erscheinungen an einem Gebilde dazu berechtigt, dasselbe ein Lebewesen zu nennen.

Zusammenfassung.

Versuchen wir eine gedrängte *Zusammenfassung* der vorangehenden Ausführungen über die allgemeinsten Kennzeichen der organisierten Substanz, so können wir etwa folgendes sagen: Die organisierte Substanz wird charakterisiert

in *chemischer* Beziehung durch das ständige, gleichzeitige Vorhandensein von Eiweiß, Lipoiden, Salzen und Wasser, durch Oxydations- und Reduktionsprozesse und durch die große Rolle von Fermentreaktionen,

in *physikalischer* Beziehung durch ihren *kolloiden* Zustand, der nicht nur den merkwürdigen, zwischen fest und flüssig stehenden Aggregatzustand der lebenden Substanz, sondern auch eine Fülle *physikalisch-chemischer* Besonderheiten erklärt, und

in *biologischer* Beziehung durch das an ein und demselben Objekt nachweisbare Vorhandensein von Ernährung, Wachstum, Erhaltung, selbsttätiger Bewegung, Fortpflanzung, Vererbung und regulatorischer Verknüpfung aller dieser Prozesse untereinander.

Literatur.

Über die rein *chemischen* Charakteristika der organisierten Substanz vgl. die zahlreichen Lehrbücher der physiologischen Chemie (z. B. von HAMMARSTEN, TIGERSTEDT, ABDERHALDEN), das Handbuch der Biochemie der Tiere von OPPENHEIMER (Jena, Verlag von Gustav Fischer), die Lehrbücher der Pflanzenphysiologie von PFEFFER (Leipzig, Verlag von W. Engelmann), CZAPEK (Jena, Verlag von Gustav Fischer).

Die *physikalischen* Besonderheiten der lebenden Substanz sind in vorzüglicher Weise zusammenfassend dargestellt in L. RHUMBLER: „Das Protoplasma als physikalisches System", (Wiesbaden 1914, Verlag von J. F. Bergmann).

Die *physikalisch-chemische* Seite wird ausführlich behandelt in HÖBER, Physik. Chemie der Zelle und Gewebe (3. Aufl. Leipzig 1911, Verlag von W. Engelmann). Über *Kolloidchemie* siehe z. B. den „Grundriß" des Verf. (3. Aufl. Dresden 1912, Verlag von Th. Steinkopff); sodann GAIDUKOW, Dunkelfeldbeleuchtung usw. i. d. Biologie (Jena 1911, Verlag von Gustav Fischer); H. BECHHOLD, Kolloide in Medizin und Biologie (Dresden 1912, Verlag von Th. Steinkopff); BOTTAZZI, Cytoplasma usw. im Handb. der vergl. Physiologie (Jena 1914, Verlag von Gustav Fischer).

Man vergleiche auch die Artikel von W. ROUX und B. LIDFORSS im vorliegenden Bande, ferner im Bande Chemie der „Kultur der Gegenwart" die Artikel ENGLER-WÖHLER, anorganische Chemie (S. 100), R. LUTHER, Beziehungen zwischen physikalischen und chemischen Eigenschaften (hier besonders S 262f., 277f.) und KOSSEL, Beziehungen der Chemie zur Physiologie (S. 407f.).

DAS WESEN DES LEBENS.

Von

Wilhelm Roux.

Die Naturkörper werden geschieden in das Reich der Lebewesen und in das Reich der unbelebten Naturkörper oder Mineralien. Jedermann glaubt ein Lebewesen von einem Mineral sofort unterscheiden zu können. Bezüglich der höheren Lebewesen, z. B. der Wirbeltiere, Insekten, Stachelhäuter, Mollusken wird auch darin kein Zweifel entstehen. Wir finden andererseits in der Natur bestimmt gestaltete Gebilde, die Zweifel erregten, ob sie anorganischen oder organischen Ursprungs sind. Es gibt eine Gruppe von Autoren, welche die Kristalle, ja überhaupt jedes Mineral, jedes Körnchen Erde als Lebewesen erklären, welche behaupten, daß diese Gebilde niederste, einfachste Lebewesen seien. Ferner aber gibt es Experimentatoren, welche in ihrem Laboratorium Gebilde aus anorganischen Stoffen hergestellt haben, die sie für niederste Lebewesen halten, eine Auffassung, die wie jene andere von uns nicht geteilt wird. Immerhin bekundet diese Verschiedenheit der Meinungen, daß es nicht so leicht ist, zu sagen, was ein Lebewesen ist, was das Wesen des Lebens ist. Wir wollen im Nachstehenden versuchen, zu einer ausreichend bestimmten Definition zu gelangen.

Das Wesen einer Gruppe von Dingen umfaßt nur diejenigen Eigenschaften, welche ihnen allen gemeinsam sind, nicht solche, welche nur einigen Unterabteilungen zukommen.

Daher können wir hier von den besonderen Eigenschaften der höheren und höchsten Lebewesen, von den seelischen Eigenschaften, von dem Gefühls-, Willens- und Erkenntnisvermögen, deren Produkte unsere in Kunst, Wissenschaft, Technik bestehende Kultur darstellen, ebenso wie von den seelischen Leistungen der höheren Tiere absehen, und beschränken uns der Hauptsache nach auf die Eigenschaften, die auch den einfachsten Lebewesen sicher zukommen.

Bei diesen niedersten Lebewesen ist schon die Sonderung von pflanzlichen und tierischen Gebilden oft nicht möglich, so augenfällig beide Gruppen auf höherer Stufe sich voneinander unterscheiden. Aus diesem Grunde und aus anderen Gründen wurde ein Reich einfachster, einzelliger Lebewesen abgesondert, von dem man annimmt, daß es in seinen Eigenschaften denen der ursprünglich ersten Lebewesen noch am nächsten steht: das Reich der Urlebewesen, Protisten, das wieder nach Möglichkeit in Protophyten und Protozoen, in Urpflanzen und Urtiere geschieden wird. (Vgl. den Artikel Hartmann.)

Lange Zeit hat man eine chemische Definition des Lebens für möglich

Unzulänglichkeit der statischen chemischen Definition.

gehalten und gesucht, indem man annahm, daß es eine „einfache“, in sich „homogene“, also gleichartige Lebenssubstanz gäbe und geben könnte, welche gleichwohl alle Eigenschaften des niedersten Lebens habe. Die chemischen Analysen der Lebewesen hatten in der Tat ergeben, daß alle Lebewesen in ihrer Hauptmasse gemeinsam aus bestimmten Verbindungen von nur wenigen chemischen Elementen: Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Schwefel, Eisen, Kalium, Natrium, Calcium und mehreren anderen nur in geringerer Menge in ihnen enthaltenen Elementen zusammengesetzt sind. Und alle Tiere und Pflanzen enthalten in den lebenstätigen Teilen der Hauptmasse nach diejenige aus der ersteren Gruppe von Elementen gebildete Substanz, welche als Eiweiß bezeichnet wird. Im Eiweiß wäre also die spezifische Lebenssubstanz zu erblicken. Aber den spezifischen Bau des lebenden, also noch lebenstätigen Eiweißes kennen wir nicht. Unsere Kenntnis bezieht sich bloß auf das tote Eiweiß, also auf dasjenige Eiweiß, welches nicht mehr fähig ist, Lebenstätigkeit auszuüben, somit fehlt uns hier schon die Hauptsache. Und auch dieses toten Eiweißes wahren Aufbau, dessen chemische und eventuelle physikalische unsichtbare Struktur: die Metastruktur Roux', ist uns noch unbekannt. Immerhin ist es doch eine wichtige Aufgabe, nach der chemischen Konstitution der einfachsten lebenstätigen Substanz zu suchen. Doch hat diese von den Physiologen gesuchte Substanz auch noch nicht alle Lebenseigenschaften, sondern nur eine Grundgruppe derselben.

Unzulänglichkeit der statischen physikalischen Definition.

Eine zureichende statische physikalische Definition ist ebensowenig gewonnen oder zurzeit möglich. Man hat zwar auch in dieser Beziehung allgemeines erkannt, so z. B. daß eine weiche und sog. kolloide Beschaffenheit der aktiv tätigen Teile allgemein vorhanden ist und eine notwendige Vorbedingung mancher Lebenstätigkeiten darstellt. (Vgl. den Artikel Ostwald.) Aber das tote Lebewesen kann auch wieder diese Eigenschaft noch haben, ohne lebenstätig sein zu können. Sie stellt also nicht das zureichende Charakteristikum des Lebens dar. Wir kennen noch manche physikalische Eigenschaften, die nur bei Lebewesen vorkommen, wie die meisten der typischen Gestalten und sichtbaren Strukturen derselben, die aber nach dem Tode noch erhalten sind, also nicht für sich allein das Leben bewirken.

Auch sie sind also nicht das Leben, sondern bloß Produkte und Werkzeuge desselben, die zum Leben nötig sind.

Nach diesen unzureichenden Versuchen muß es unternommen werden, das Leben auf eine ganz andere und besser bezeichnende und uns besser bekannte Weise zu definieren.

Das Leben ist Geschehen.

In allen „lebenden“ Wesen geschieht etwas, das Leben selber ist Geschehen, ist bestimmte Art des Geschehens, es ist Prozeß. Auch aus diesem Grunde wird keine „statische“, also nur einen Zustand bezeichnende, sei es chemische oder physikalische Definition des Baues je zureichend sein können. Immerhin wären wir sehr froh, wenn wir die Struktur so genau kennten, daß sich aus ihr, wenn sie aktiv ist, das Lebensgeschehen ableiten ließe.

Das Lebensgeschehen ist das Leben, es stellt das Leben dar, es erhält zugleich das Lebewesen und bewirkt das weitere Leben des Lebewesens. Jedes einzelne Teilgeschehen dient normalerweise zur „Erhaltung" des ganzen Lebensgeschehens eines einzelnen Lebewesens. Jedes Einzelgeschehen ist somit eine dem ganzen Lebewesen zu seiner Forterhaltung, also zur Dauer seines Lebens nützliche, ja, nötige Leistung, diese Leistung nennt man Funktion. Die verschiedenen Funktionen sind bei den sog. höheren, d. h. den sichtbar gegliederten, also in sichtbarer Weise kompliziert gebauten Lebewesen auch an sichtbar verschiedene Teile gebunden; die Funktionen sind Produkte der Tätigkeit dieser Teile. Diese tätigen Teile sind also Werkzeuge im Dienste des ganzen Lebewesens, sie heißen Organe, Werkzeuge; das ganze Lebewesen ist ein Komplex von Werkzeugen, und heißt daher Organismus. Die anderen Naturkörper werden im Gegensatz dazu auch als Anorgane bezeichnet.

Die Funktionen.

Organe.

Wir können die Lebewesen daher nur durch diese Lebensvorgänge, welche Leistungen für die Dauerfähigkeit des einzelnen Lebewesens oder altruistisch auch für eine Gemeinsamkeit von Lebewesen sind, charakterisieren; nur eine funktionelle Definition des Lebens ist zurzeit möglich.

Funktionelle Definition des Lebens.

Die allgemeinen, allen Lebewesen „bei voller Aktivität" ohne Ausnahme zukommenden Leistungen sind folgende:

Die acht Elementarfunktionen.

Um mit dem Bekanntesten und zugleich Fundamentalsten, Nötigsten zu beginnen, so weiß jeder, daß alle Lebewesen: Pflanzen und Tiere, absterben, wenn es ihnen nicht möglich ist, neuen Stoff aufzunehmen. Sie brauchen ständig Stoff, auch wenn sie nicht wachsen, nicht ihn aufspeichern, sie „verbrauchen" ihn in irgendeiner Weise. Er ist dann verwendet und nicht mehr neu „verwendbar", obgleich er in seinen Elementen noch vorhanden ist.

Er wird verändert; und das Veränderte wird ausgeschieden.

Ohne den neuen Stoff verhungern, verdursten sie; das ist die Folge des Stoffwechsels, den alle Lebewesen haben, solange sie leben, d. h., solange sie lebenstätig sind. Manche niedere Lebewesen, z. B. Infusorien, können durch Eintrocknung, andere, auch höhere, durch Einfrieren in einen Zustand übergehen, in dem sie nicht lebenstätig sind, also nicht leben, ohne aber deshalb auch schon tot zu sein; denn tot ist, was nie wieder lebenstätig werden kann. Sie aber sind noch lebensfähig, sie können durch Anfeuchten, durch langsames Auftauen wieder in den Zustand der Lebenstätigkeit zurückkehren. In diesem Zustande des bloßen „Nichtlebens" ruht auch der Stoffwechsel ganz oder fast ganz; es findet kein Verbrauch und keine weitere Leistung statt. Im lebenstätigen Zustande dagegen geht beständig Stoffwechsel vor sich, und er ist um so stärker, je stärker die Lebenstätigkeit stattfindet.

Leistungen des Stoffwechsels.

Dieser Stoffwechsel setzt sich aus folgenden einzelnen Vorgängen oder Leistungen zusammen:

1. Aus der Veränderung, Dissimilation. Diese findet beständig statt, solange das Lebewesen wirklich lebt. Sie führt den Stoff in einen Zustand über, in dem er nicht mehr für das Lebewesen brauchbar ist, ja in dem er durch seine Anwesenheit direkt schädlich wirkt. Die Lebewesen würden also durch diese

Dissimilation sich verzehren und sich außerdem quasi mit den von ihnen selber produzierten Stoffen vergiften oder wenigstens mechanisch schädigen.

Da dieses gewöhnlich nicht eintritt, sondern die Lebewesen viele Jahre scheinbar unverändert am Leben erhalten bleiben und dabei oft sogar an Masse zunehmen, wachsen können, so bekundet dies das Stattfinden noch anderer Vorgänge, anderer Leistungen. Diese sind:

2. Die Ausscheidung des bis zur Unbrauchbarkeit Veränderten.

3. Die Aufnahme neuer Substanz, der sog. Nahrung in das Innere, zum Ersatz der veränderten Lebenssubstanz. Dabei findet eine qualitative Nahrungswahl statt; denn es wird zumeist zu diesem Ersatz geeignete Substanz aufgenommen. Diese Nahrung dient teils als Energievorrat zum Betrieb der Lebensmaschine, teils zum Ersatz abgenutzter Maschinenteile. Dazu ist nötig:

4. Die Assimilation, die Umwandlung der Nahrung in neue Lebenssubstanz, resp. in neue, zum bloßen Betriebe der Lebenstätigkeit geeignete Substanz.

Erstere Leistung ist je nach der chemischen bzw. physikalischen unsichtbaren Struktur, der Metastruktur der lebenstätigen Substanz als chemische Assimilation und „morphologische" Assimilation (Roux) zu unterscheiden, und beide sind natürlich um so schwieriger, je komplizierter diese Lebensstruktur selber ist.

Die Assimilation zum bloßen Ersatz der abgenutzten Lebensstruktur ist also nur Reparation.

Mit diesen vier Leistungen ist der Stoffwechsel im Prinzipiellen charakterisiert. Er macht das Lebewesen schon an sich unverändert erhaltungsfähig trotz dessen fortwährender Veränderungen.

Die Physiologen nehmen an, daß es besondere Lebenssubstanz gibt, die nur diese Leistungen hat, und diese Substanz ist es, welche sie chemisch zu charakterisieren suchen. Sie heißt Isoplasson (Roux 1892) oder Biogen (Verworn 1898).

Es gibt aber kein Lebewesen, dessen Leistungen mit diesen vier Leistungen schon erschöpft wären.

Wachstum.

Alle Lebewesen haben ferner, wenigstens zeitweise, das Vermögen, ihre ganze spezifische Lebenssubstanz zu vermehren, also das Vermögen, 5. des spezifischen Massenwachstums. Von dem „bloß dimensionalen" Wachstum (Roux), von der Vergrößerung bloß einer oder zweier Dimensionen eines Organes ohne Vermehrung seiner Masse, welches Wachstum also nur durch Umlagerung schon vorhandener Substanz geschieht und daher eine rein „gestaltende" Leistung ist, sei hier abgesehen.

Dieses Massenwachstum geschieht zwar durch die Assimilation, und zwar im Sinne der Bildung der ganzen Lebenssubstanz (nicht bloß der Reparatur abgenutzter Teile); es wird aber bloß dann sich ergeben, wenn die Assimilation größer ist als der Verbrauch von Lebenssubstanz durch Dissimilation und Ausscheidung.

Ursächlich betrachtet kann dieses Wachstum selbständig, d. h. von anderen Leistungen, z. B. vom Verbrauch unabhängig stattfinden. Es kann aber auch durch den funktionellen Verbrauch bei anderen Leistungen oder direkt

durch diese angeregt werden; dann stellt es Überkompensation im Ersatze des Verbrauchs, reine Aktivitätshypertrophie dar. Immerhin geschieht das Wachstum durch Assimilation, also durch ein dem Stoffwechsel zugehöriges Geschehen, weshalb es dieser Gruppe von Leistungen zuzurechnen ist.

Bewegung.

Ferner haben alle Lebewesen wenigstens zeitweise das Vermögen: 6. der aktiven Bewegung, sei es Bewegung auf äußeren Anlaß hin, die sog. Reflexbewegung, oder ohne wahrnehmbare äußere Ursache, die sog. automatische Bewegung. Bei dieser Bewegung wird ein Vorrat von Energie aktiviert, ausgelöst. Also muß die Energie vorher aufgespeichert sein, es muß Speicherung vorher stattgefunden haben, was auch eine besondere Art des Geschehens beim Stoffwechsel (sog. Ektropismus, Hirth, Auerbach) ist.

Fortpflanzung: Vermehrung und Vererbung

Weiterhin kommt dazu: 7. die Vermehrung der Zahl der Lebewesen mit der Erhaltung ihrer Eigenart, also 8. mit Vererbung. Diese beiden Leistungen werden stets gemeinsam durch zwei Vorgänge bewirkt. Letztere sind: die Verdoppelung aller nötigen Keimteile durch entsprechende Assimilation (die Gesamtmasse kann, braucht aber deshalb nicht notwendig größer zu werden) und dann die Teilung des so in sich doppelten Gebildes durch einen Mechanismus, welcher die richtige Sonderung aller verdoppelten Teile voneinander, die sog. qualitative Halbierung Roux' bewirkt. Durch diese beiden Leistungen wird bewirkt, daß die Nachkommen die Eigenschaften der Eltern erhalten.

Von Details, wie der eventl. Vererbung neuer Eigenschaften der Eltern, muß hier abgesehen werden. Diese werden in einem besonderen Abschnitt behandelt. (Vgl. den zweiten Artikel Johannsen.)

Das sind die acht Elementarfunktionen, die allen Lebewesen von den niedersten bis zu den höchsten Tieren und Pflanzen zukommen. Die Pflanzen haben, obschon es z. T. weniger auffallend ist, gleichfalls die Fähigkeit der Aufnahme von Stoffen (Kohlensäure, Wasser, Mineralien), der Assimilation dieser, der Ausscheidung (Sauerstoff), sowie der Bewegung, wennschon letztere weniger in der Form der äußeren Ortsveränderung als allgemein als Protoplasmabewegung in den Zellen vorkommt. Die anderen Leistungen: die des Wachstums, der Vermehrung mit Vererbung sind auch von den Pflanzen jedem bekannt.

Entwicklung.

Von den allerniedersten, allereinfachsten Lebewesen abgesehen, kommt allen anderen noch 9. das Vermögen der sog. Entwicklung, das ist die Bildung bestimmter, meist recht komplizierter Gestaltung von einem „einfach erscheinenden Ausgangsstadium" aus zu, die Gestaltbildungen, wie sie die verschiedenen Pflanzen- und Tierklassen, Familien, Spezies charakterisieren.

Das ist die Übersicht über die neun seit lange bekannten Leistungen der Lebewesen, welche diese Körper als Lebewesen charakterisieren. Sie bestehen also im Stoffwechsel, in Bewegung, Wachstum, Vermehrung mit Vererbung und meist noch Entwicklung. Alle diese Leistungen sind nicht bloß erschlossen, sondern durch tausendfältige Beobachtungen und Experimente sicher ermittelt.

Durch die Gesamtheit dieser Leistungen unterscheiden sich die Lebewesen schon deutlich von den Anorganen.

Aber es muß doch die Frage aufgeworfen werden: Ist das Wesen des Lebens damit wirklich voll erfaßt, auch wenn wir von den bisher nicht erwähnten, wenigstens für viele Lebewesen sicher bekannten seelischen Leistungen der höheren Tiere, dem Gefühls-, Willens- und Erkenntnisvermögen hier absehen, obschon einige Forscher solches Vermögen in einfachster Weise auch den niedersten Lebewesen zuerkennen?

Was fehlt noch?

Nein! Wenn wir uns das uns bekannte Lebensgeschehen recht deutlich und vollständig vorstellen, so haben wir das Gefühl, daß uns doch bei der vorstehenden Definition noch etwas den Lebewesen allgemein Eigenes, und zwar etwas sehr Wesentliches, Charakteristisches fehlt. Es ist keine einzelne besondere Art der Leistung, etwa wie die Drüsensekretion (die wir als aus Teilen des Stoffwechsels bestehend, hier nicht besonders aufgeführt haben), sondern etwas Allgemeineres, etwas allen Leistungen Zukommendes. Ist es in einer der früheren Definitionen enthalten?

Andere Definitionen.

Ernst Haeckel nennt 1866 Organismen alle jene Naturkörper, welche die eigentümlichen Bewegungserscheinungen des „Lebens" und namentlich ganz allgemein diejenige der Ernährung, ferner willkürliche Bewegung, Empfindung eventl. Fortpflanzung zeigen. Das ist die funktionelle Definition, wie sie vorstehend, nur ausführlicher, dargelegt worden ist.

Der bedeutende Physiologe E. Pflüger definierte das Leben folgendermaßen: „Der Lebensprozeß ist die intramolekulare Wärme höchst zersetzbarer und durch Dissoziation sich zersetzende, in Zellensubstanz gebildeter Eiweißmoleküle, welche sich fortwährend regenerieren und auch durch Polymerisierung wachsen." Diese Definition bezieht sich wesentlich nur auf den Stoffwechsel.

Herbert Spencer definiert (1863) das Leben als reine bestimmte Kombination ungleichartiger, sowohl gleichzeitiger als aufeinander folgender Veränderungen und bezeichnet schließlich als die allgemeinste und vollkommenste Definition vom Leben folgende Formulierung: „Leben ist die fortwährende Anpassung innerer Relationen an äußere Relationen." Diese Definition verflüchtigt fast allen konkreten Inhalt: Dasselbe ist bei einigen neueren Definitionen der Fall.

Carl Hauptmann bezeichnet unter Berücksichtigung der Definitionen von du Bois Reymond, für den das „labile Gleichgewicht" das Wesentliche des Lebens ist, und anderer Autoren die Lebewesen als Systeme, in denen nicht einfache Massenteilchen, sondern verschiedene Prozesse sich gegenseitig im Gleichgewicht halten.

John Brown definiert: Das Leben ist die Eigenschaft der Körper, durch Reize erregt zu werden.

Bernhard Rawitz, der neueste Autor, sagt (1912), wohl im Anschluß an Pflüger: „Leben ist eine besondere Form der Molekularbewegung und alle Lebensäußerungen sind eine Variation davon."

Wenn wir nur diese Definitionen kennen würden, so würde niemand sich vorstellen können, was ein Lebewesen ist. Keine von ihnen gibt deutlich auch das, was uns nach dem vorstehend Gesagten noch fehlt. Was ist das noch Fehlende?

Es ist das, was man unklar als Innerlichkeit der Lebewesen bezeichnet. Diese besteht offenbar in noch etwas ganz Besonderem außer den einzelnen Leistungen.

Die Innerlichkeit.

Was ist aber dieses Besondere? Worin besteht diese Innerlichkeit? Ich glaube das vor drei Dezennien (in der Schrift über den Kampf der Teile) als in zweierlei bestehend erkannt zu haben.

Die Selbsttätigkeit, Autoergie des Lebewesens

Das erste ist die Selbsttätigkeit (Autoergie, Roux) der Lebewesen. Diese besteht darin, daß alle diejenigen Faktoren, welche die genannten neun „Arten" von Leistungen „bestimmen", in den Lebewesen selber enthalten sind, während aber zum Bewirken dieser Tätigkeiten, zur Vollziehung noch äußere Faktoren nötig sind. Erstere nannte ich Determinationsfaktoren, letztere Realisationsfaktoren. Erstere sind in jedem Lebewesen, welches andere „Art" der Tätigkeit und Gestaltung ausübt, entsprechend andere; letztere sind für viele sehr verschiedene Lebewesen dieselben, so Sauerstoff, Wasser und sonstige Nahrung der Tiere, Licht und Kohlensäure für die Pflanzen.

Also nicht das Geschehen im Ganzen, sondern bloß die besondere Art des Geschehens wird von innen her bewirkt, also „bestimmt"; die Ausführung des so Bestimmten wird z. T. von außen her bewirkt.

In diesem kausalanalytischen Sinne, in bezug auf den Ort der „determinierenden" Faktoren können wir somit von Selbsttätigkeit der Lebewesen in allen ihren Leistungen reden, als einem wesentlichen Charakteristikum. Und da diese wichtigsten Faktoren alle innerhalb des Lebewesens liegen, bewirken sie seine Besonderheit, seine Innerlichkeit.

Die neun Selbstleistungen des Lebewesens.

Die oben aufgeführten neun Leistungen sind also alle Selbstleistungen, somit im einzelnen: 1. Selbstveränderung, Autodissimilatio. 2. Selbstausscheidung, Autoexkretio (und Autosekretio). 3. Selbstaufnahme, Autorezeptio. 4. Selbstassimilation, Autoassimilatio, chemische und morphologische. 5. Selbstwachstum, Autocrescentia. 6. Selbstbewegung, Autokinesis. Auch die Reflexbewegung ist Selbstbewegung im Sinne unserer Definition des Selbst, insofern, als die Art der Bewegung und die Größe derselben, also das Quantum der aktivierten Energie, die Größe der durch die äußere Einwirkung „veranlaßten" Bewegung großenteils durch die in dem Lebewesen liegenden Aufspeicherungs- und Labilisierungsfaktoren bestimmt wird. 7. Ferner Selbstvermehrung, Autoproliferatio, mit 8. Vererbung, Hereditas, beide bewirkt durch Kombination von Selbstverdopplung der Keimteile in ihrer Anordnung (Autoduplicatio partium) und Selbstteilung (Autodivisio) nach Art der qualitativen Halbierung. Dazu 9. Selbstentwicklung (Autophaenesis, Roux, wörtlich: Selbstsichtbarwerdung des im determinierten Zustande zumeist Unsichtbaren).

Durch die Erkenntnis dieser Selbsttätigkeit sind wir nun dem Wesen der Lebewesen viel näher gekommen. Das Lebewesen hat nun ein eigenes Selbst und damit eine sog. Innerlichkeit. Diese Selbstleistungen bewirken in ihrer Gesamtheit die Selbsterhaltung des Lebewesens.

Was fehlt noch?

Aber diese Vervollständigung ist doch noch nicht erschöpfend; sie bezeichnet noch nicht alles, was den Lebewesen allgemein eigen ist. Was fehlt noch?

Große Dauerfähigkeit der Lebewesen.

Um uns des noch Fehlenden als nötig und allgemein vorhanden bewußt zu werden, müssen wir uns die Erfordernisse der millionenjährigen Dauer der Lebewesen und der tausendjährigen Konstanz vieler Spezies derselben klarmachen. Die millionenjährige Dauer der Lebewesen ist von ganz besonderer Art.

Keine rasche Urzeugung.

Noch in der Mitte des vorigen Jahrhunderts glaubte man, daß die in einer aufbewahrten wässerigen Flüssigkeit oder in einer Pfütze nach einigen Tagen oder Wochen sich findenden vielen kleinsten Lebewesen in ihr durch sog. Urzeugung, also von selber entstanden seien. Pasteur zeigte aber an Nährflüssigkeiten, welche in kleine Glasröhrchen getan, gekocht und dann sogleich durch Zuschmelzen des Gläschens von der Außenwelt abgeschlossen waren, daß auch im Lauf von Monaten keine Lebewesen darin entstehen. Dieses Experiment widerlegte die rasche Urzeugung und bekundete, daß die in isoliert stehenden Flüssigkeiten gebildeten Lebewesen aus von außen hinzugekommenen Keimen von Lebewesen entstehen.

Man glaubte vorher auch noch, daß in unseren Körpersäften, so in den krankhaften Ausschwitzungen, den Exsudaten, neue kleine lebende Gebilde, die Zellen (aus welchen alle höheren Lebewesen zusammengesetzt sind), von selber entstünden. Virchow, Remak und viele andere Forscher erwiesen jedoch durch zahlreiche Untersuchungen, daß in diesen Flüssigkeiten nur an solchen Orten neue Zellen entstehen, wo schon vorher Zellen vorhanden waren. Auf Grund dieser Befunde wurde der Satz: Omnis cellula e cellula, Jede Zelle stammt von einer Zelle ab, aufgestellt.

Damit war die Urzeugung, die neue Entstehung lebender Gebilde ohne Abstammung von anderen Lebewesen in der Jetztzeit sogar für die einfachsten lebenstätigen Gebilde und selbst aus organischen Säften als Matrix zurückgewiesen. Für die höheren, in typischer Weise sichtbar kompliziert gestalteten Lebewesen war Urzeugung vorher schon allgemein als unmöglich angenommen.

Die jetzigen Lebewesen müssen also von der unbekannten früheren Entstehung oder Herkunft einfachster Lebewesen an kontinuierlich durch Teilung vermehrt worden sein und allmählich durch erbliche Umwandlung so überaus mannigfaltig geworden sein, wie sie es jetzt sind; und viele Familien von ihnen müssen vieltausendjährige Dauer haben, wie dies auch viele in den Schichten der Erdrinde aufgefundene Versteinerungen bekunden.

Zu dieser Dauer trugen alle die genannten neun Funktionen, sowie auch die mannigfacheren, äußeren Verhältnissen angepaßten Gestaltungen bei; besonders aber der eben dargelegte Umstand, daß alles Wesentliche der vererbten Eigenart der Lebewesen in diesen selber „determiniert" ist. Wie diese Selbstdetermination bei der Bildung neuer Stämme, Klassen, Familien, Spezies entstanden ist, ob durch wirkliche „Selbstentwicklung" oder als abhängige Differenzierung durch äußere alterierende Einwirkung mit nachfolgender Vererbung der neuen Eigenschaften oder aus beidem gemeinsam, das wird in der Abstammungslehre erörtert. (Vgl. den von R. Hertwig und R. v. Wettstein redigierten 4. Band der biol. Abh. d. K. d. G.)

Aber selbst die Autoergie in den neun Leistungen vermag den Lebewesen noch nicht dies lange individuelle Dauerfähigkeit und die Konstanz der Spezies, Familien usw. zu verleihen. Denn es werden sich in den großen, oft schon in kleinen Zeiträumen wesentliche äußere Umstände verändern, diese Änderungen werden auch schon am einzelnen Lebewesen Änderungen sowohl in bezug auf die Beschaffenheit wie auf die Selbsterhaltungsfähigkeit zur Folge haben.

Notwendigkeit der Selbstregulationen.

Wenn z. B. Nahrung am Aufenthaltsorte zu spärlich geworden ist, so wird das Lebewesen umkommen, wenn nicht etwas geschieht, daß trotzdem genug Nahrung zum Ersatz des Veränderten erlangt werden kann. Um dauerfähig zu bleiben, muß also bei Nahrungsmangel in dem Lebewesen eine Änderung eintreten, die die Nahrungsbeschaffung für dasselbe bessert: geschehe dies durch Steigerung der chemischen Affinität für die in zu geringer Konzentration im umgebenden Medium vorhandene flüssige Nahrung oder durch Veranlassung von Bewegungen, welche die aktive Aufnahme von Körnchen festerer Nahrung verbessert, wie Ausstrecken von Pseudopodien (Scheinfüßchen) oder Ortsveränderung nach jeder Richtung, welche wenigstens die Möglichkeit darbietet, daß einige der vorhandenen Lebewesen an einen Ort mit besserer Ernährungsgelegenheit gelangen oder eventl. gar Ortsveränderung nach der Richtung stärkerer Konzentration der flüssigen Nahrung. Dazu kann ferner auch die vermehrte Selbstteilung, hier bei Nahrungsmangel also ohne vorheriges Wachstum, bloß durch innere Verdopplung unter Umarbeitung vorhandenen Materials behilflich sein (eine Vermehrung, die nach Eugen Schultz in der Tat in Hungerperioden bei manchen tierischen Lebewesen vorkommt), weil dadurch die Lebewesen gleichfalls auf einen größeren Raum mit eventl. z. T. vermehrter Ernährungsgelegenheit verteilt werden. Diese durch Nahrungsmangel in dem Lebewesen bewirkte Änderung muß also von der Art sein, daß in ihm Reaktionen veranlaßt werden, welche zur Verbesserung der Ernährung führen. Das ist eine Selbstregulation der Nahrungsaufnahme. Den sie vermittelnden Zustand nennen wir bei den höheren Tieren „Hunger". Aber auch die niedersten Lebewesen schon müssen Hunger haben, um dauerfähig zu sein, wobei das Wort Hunger im rein mechanisch regulatorischen Sinne, nicht aber in dem Sinne einer bewußten Empfindung gebraucht ist.

Hungerregulation.

Wenn ferner die Lebewesen infolge verstärkter Tätigkeit mehr Stoff verbraucht haben, wenn also größere Nahrungsaufnahme zum Ersatz nötig ist, so muß auch dies den Hungerzustand bewirken und damit die Selbstregulation in der Ernährung veranlassen. Ohne diese Selbstregulation und diejenigen der anderen Erhaltungsleistungen wären schon die einzelnen Lebewesen nicht dauerfähig, also auch nicht die Arten, Familien, Klassen.

Wenn ferner die äußeren Umstände, z. B. die klimatischen Verhältnisse des Aufenthaltsortes sich erheblich ändern, oder wenn mit dem Aufenthaltsort diese Verhältnisse geändert werden, so werden dadurch auch manche bisher „bewährte" Qualitäten des Lebewesens durch die anderen äußeren Einwirkungen abgeändert werden, trotz der „Selbstgestaltung" der typischen Gestaltungen in dem oben definierten Sinne; denn ganz widerstandsfähig gegen alterierende Ein-

wirkungen wird durch die Selbstdetermination der typischen Gestaltung das Lebewesen nicht.

Da gleichwohl viele Spezies jahrtausendelang konstant blieben, sind Wirkungen im Individuum nötig, welche die alterierenden äußeren Einwirkungen wieder ausgleichen und so im Wechsel der Umgebung die Konstanz der Art bewirken. Das sind also gestaltliche Selbstregulationen, welche wir aus der Konstanz der Spezies erschließen.

Andere gestaltliche Selbstregulationen, nämlich gegen direkt störende, d. h. die Erhaltung des Lebewesens gefährdende Einwirkungen, sogar schon während seiner Entwicklung vorkommende, können wir im Experiment direkt beobachten. Z. B. werden Zerstörung oder Verlagerungen von Furchungszellen, hochgradige Deformation des Keimes oft, ohne die sich entwickelnden Lebewesen zu schädigen, ertragen, indem trotz dieser hochgradigen Störungen schließlich normal gebaute Lebewesen entwickelt werden. Das beweist eine sehr hochgradige Selbstregulationsfähigkeit der Gestaltbildung. Ohne dieses Vermögen würden in der freien Natur die meisten sich entwickelnden Wesen direkt absterben oder nicht lebensfähige Mißbildungen hervorbringen, denn an störenden Einwirkungen fehlt es trotz mannigfacher Schutzvorrichtungen, wie Eihäute, bei dem weichen Zustande der Keime wohl nie. (Vgl. den Artikel Laqueur.)

Wir haben damit in der Selbstregulationsfähigkeit der Erhaltungs- und Gestaltungsfunktionen noch eine allgemeine Eigenschaft der Lebewesen erkannt, und zwar ist das eine solche, welche die Lebewesen in besonders hohem Maße von den anorganischen Gebilden unterscheidet; denn derartiges Geschehen kommt im Reiche des Anorganischen in ähnlicher Weise nicht vor.

In manchem großen Naturgeschehen findet wenigstens ein „Ausgleich" statt, welcher lange Dauer ermöglicht, so z. B. die Kombination vom Abfließen des Wassers von dem Lande in die Meere und Seen, von Verdunstung daselbst, Bildung von Wolken und von Regen, wodurch das Land wieder befeuchtet wird. Aber erst dann läge Selbstregulation vor, wenn diese Kombination von Vorgängen derartig wirkte, daß es über trocken gewordenem Lande mehr regnete, als über noch feuchtem, was aber nicht der Fall ist.

Die Selbstregulation in der Ausübung aller Selbstleistungen ist eine sehr charakteristische Eigenschaft der Lebewesen, sie erhöht das Fürsichsein, die Innerlichkeit der Lebewesen in hohem Maße.

Wenn wir das Ergebnis unserer Darlegung kurz zusammenfassen, so sind die Lebewesen Naturkörper, welche durch eine Summe von acht, bzw. die meisten von neun eigenartigen Vorgängen charakterisiert sind. Diese Vorgänge tragen sämtlich dazu bei, das einzelne Lebewesen und noch mehr ihre Gesamtheit zu erhalten, und so die wunderbare Dauerfähigkeit derselben herzustellen. Einige von ihnen, die Leistungen Nr. 4, 5, 7 und 8 machen das Lebewesen auch in seiner speziellen Eigenart dauerfähig. Diese Dauerfähigkeit wird aber noch dadurch sehr vergrößert, daß die Faktoren, welche die „Art" dieser Leistungen bewirken, in dem Lebewesen selber enthalten sind, daß somit alle Leistungen in diesem Sinne „Selbstleistungen", Autoer-

gien des Lebewesens sind; und zweitens wird die Dauerfähigkeit nochmals und in besonders hohem Maße dadurch gesteigert, daß alle diese Selbstleistungen noch mit Selbstregulation in der Ausübung verbunden sind, so daß auch in manchem Wechsel der äußeren Verhältnisse die Dauer des Lebens einerseits dadurch möglich ist, daß Störungen ausgeglichen werden, und andererseits die Dauerfähigkeit herstellende Anpassung des Lebewesens an die geänderten äußeren Verhältnisse stattfindet.

Alles was die „Dauerfähigkeit" der Lebewesen herstellt oder erhöht, sind wir gewohnt als zweckmäßig zu bezeichnen, in dem Gefühl, daß die Dauerfähigkeit die nötige Vorbedingung der Lebenstätigkeit darstellt.

Wir haben jetzt eine rein tatsächliche, eine alle bekannten allgemeinen Tatsachen umfassende Definition vom Wesen des Lebens gewonnen und haben es dadurch genauer bezeichnet, als die üblichen, den speziellen Inhalt verflüchtigenden oder Wesentliches übergehenden Definitionen der Philosophen und selbst der Physiologen.

Ein Lebewesen ist durch unsere Definition vollkommen kenntlich bestimmt. Jedes Gebilde, welches alle die erst genannten acht Leistungen mit Autoergie und Selbstregulation vollzieht, werden wir ein Lebewesen nennen, mag es irgendwie chemisch oder physikalisch beschaffen und irgendwie entstanden oder künstlich hervorgebracht sein. Aber vielleicht gibt es in bezug auf den chemischen Bau und auf die allgemeinste physikalische Beschaffenheit solcher Wesen nur wenig Variationsmöglichkeiten, z. B. ist ein sog. halbflüssiger bzw. kolloider Zustand eine notwendige Bedingung vieler dieser Vorgänge.

Glauben wir somit das Leben durch seine Leistungen im allgemeinsten vollkommen charakterisiert zu haben, so „behaupten" wir aber keineswegs, damit auch die letzten Ursachen seines Seins und Geschehens erfaßt zu haben.

Die Philosophen suchen hinter den mannigfachen tatsächlichen Arten des Lebensgeschehens noch etwas Einheitliches für sich.

Die angebliche Gestaltungsseele, Entelechie

Am meisten ist in diesem Sinne deutbar die von uns als eine universelle Eigenschaft der Lebewesen erkannte Selbstregulation aller Funktionen. Und es ist jetzt einmal wieder eine Periode gekommen, in der man diese Einheit in einem auch die „Gestaltungen" beherrschenden zwecktätigen Agens, einer sog. Entelechie oder Gestaltungsseele, dem Archeus des Paracelsus annimmt. Das ist die bequemste, aber auch eine kein Einzelgeschehen erklärende und es der strikten Kausalität unterstellende Erklärung. Sie hat daher für die exakte Naturforschung keinen Wert; dies auch deshalb nicht, weil diese Entelechie nicht experimentell faßbar ist. Die Naturforscher haben die unendlich schwierigere Aufgabe, die ganze Harmonie des Lebensgeschehens und die Selbstregulationen „möglichst weit" ohne zwecktätige „gestaltende" Seele zu erklären.

Solche philosophischen Verlegenheitsannahmen, die keinen einzigen Vorgang in der Art seines Geschehens und in seinen Faktoren aufzuklären gestatten, erhalten leider jetzt auch in dem Kreise von Naturforschern wieder Kurswert, obschon bereits eine große Gruppe früher wunderbarster Selbstregulationen: die funktionellen Anpassungen der Struktur und Gestalt der Organe an neue

Funktionsweisen, in einer lückenlos kausalen Art erklärt ist. (Siehe Lit. 1881 und den Artikel Laqueur.)

Diese Ableitung tausendfach verschiedenen, anscheinend nur durch ein zwecktätiges Agens möglichen Gestaltungsgeschehens ist zudem so einfach, daß sie nun hinterher Manchen als eine Selbstverständlichkeit erscheint. Kann es mit den anderen Selbstregulationen nicht auch so sein? Jedenfalls ist es wissenschaftlich exakter, wenn auch viel schwieriger, eine solche Ableitung zu suchen, als gleich ein zwecktätiges Agens zu Hilfe zu rufen und damit auf eine exakte naturwissenschaftliche Erklärung zu verzichten.

Künstliche Lebewesen.

Nachdem wir das Wesen des Lebens im allgemeinsten seines Tatsächlichen charakterisiert haben, sind wir geeignet vorbereitet, um zu der jetzt mehrfach gemeldeten künstlichen Herstellung von Lebewesen Stellung zu nehmen. Es gibt, wie eingangs bereits erwähnt wurde, zurzeit eine Anzahl von Experimentatoren, welche glauben, Lebewesen künstlich hergestellt zu haben; und dieser Glaube wird bereits in populären Zeitschriften als Tatsache und als neuer Triumph der Wissenschaft dem Volke verkündet. Sehen wir zum Schlusse, wie es mit diesem auch von uns erhofften und erstrebten Triumphe zurzeit in Wirklichkeit steht.

Unter den beteiligten Autoren sind verschiedene Gruppen zu unterscheiden. Die einen sagen: Alles ist belebt: die Erde, die Kristalle, es gibt keine unbelebten Körper. Diese Autoren arbeiten mit einer so vagen Vorstellung vom Leben, daß ihre Auffassung nicht ernstlich in Betracht kommen kann. Da alle Naturkörper veränderlich sind, viele (aber durch äußere Anlagerung) wachsen, viele zerteilt werden oder gar scheinbar sich selber zerteilen, so sind sie Lebewesen im Sinne dieser Autoren. Daß aber keine „Selbsttätigkeit" in dem oben definierten kausalanalytischen Sinne vorliegt, daß kein innerer Stoffwechsel mit Selbstzersetzung, Selbstausscheidung, Selbstaufnahme, innerer Selbstassimilation, ferner keine Selbstbewegung, keine Selbstteilung, daß also nicht einmal die einfachsten „Selbstleistungen" diesen Gebilden eigen sind, das wird von diesen Autoren nicht gewürdigt.

Viel höher stehen die Leistungen einer anderen Gruppe von Autoren. Es sind Experimentatoren, welche im Laboratorium sich bemüht haben, wirkliche Gebilde mit Lebenseigenschaften künstlich hervorzubringen. Tropfen von gewisser Substanz, die in bestimmtem Medium eine Niederschlagsmembran um sich bilden, durch welche Membran dann je nach dem Verhältnis der Konzentration innen und außen Flüssigkeit ein- oder austritt, wobei das Gebilde größer oder kleiner wird, also wächst oder schwindet. Doch liegt auch hier nur eine äußere Ähnlichkeit vor, aber kein dem organischen entsprechender Stoffwechsel mit Selbstveränderung, Selbstassimilation, nicht einmal strenge „Selbstaufnahme" im Sinne der obigen, das Wesen bezeichnenden Definition des „Selbst". Und die anderen Funktionen: Selbstbewegung, Selbstteilung, Vererbung, fehlen ganz.

Andere Forscher betrachten das stets bloß äußere Kristallwachstum gleich-

wohl als dem (durch innere Stoffaufnahme und Assimilation charakterisierten) organischen Wachstum entsprechend und vergleichen die interessanten Gestaltungen, die bei ersteren vorkommen, mit ähnlichen organischen Gestaltungen. Es ist auch gelungen, vielen organischen Gebilden recht ähnlich gestaltete Produkte künstlich entstehen zu lassen, die auch wachsen. Gleichwohl liegen auch hier keine den organischen vergleichbaren „Selbstgestaltungen" durch innere determinierende Faktoren vor. Wieder andere Forscher produzierten kleinste Gebilde, die fortwährend oder zeitweilig in Bewegung sind, flüssige oder halbflüssige Gebilde, z. B. sog. flüssige Kristalle, Körper, deren Gestalt sich ändert und die in kleine Stücke zerfallen, also angeblich „sich" teilen, ohne daß aber erwiesen wäre, daß wirklich die die „Art" dieses Geschehens bestimmenden Ursachen in den Gebilden selber gelegen sind. Auch fehlen andere nötige Leistungen der Lebewesen, so der ganze Stoffwechsel, sowie die die Dauerfähigkeit erhöhende Selbstregulation. „Qualitative Halbierung" ist bei diesen „homogenen" Gebilden bei ihrer mechanischen Teilung keine besondere Leistung, sondern selbstverständlich. Manche Forscher versuchen mit Hilfe der kolloiden Beschaffenheit, also mit der Leimähnlichkeit, die den organischen Gebilden eigen ist, organische Gestaltungen nachzuahmen. Ferner wurden Tropfen produziert, die ähnlich den sog. Amöben kriechen, sogar gegen eine Richtung stärkerer Konzentration im Medium hinkriechen; aber sie wachsen nicht und haben nicht einen dem oben charakterisierten organischen entsprechenden Stoffwechsel.

Überschauen wir die Ergebnisse dieser Bestrebungen, so sehen wir, es sind mit Fleiß und Ausdauer von Herrera, Leduc, Kuckuck, Butler-Burke, O. Lehmann u. a. vielerlei Versuche gemacht, und Gebilde mit je einigen der neun Lebensleistungen produziert worden. Diese Arbeiten sind verdienstlich und ihre Ergebnisse sind z. T. an sich sehr schätzenswert. Aber zu bedauern ist, daß bei der Bewertung der gewonnenen Gebilde als Lebewesen nicht die vorstehende zureichende, funktionelle und teils schon kausale, also entwicklungsmechanische Definition der niedersten Lebewesen zugrunde gelegt worden ist. Es fehlt jedem dieser Kunstgebilde noch viel zum Leben: erstens fehlen jedem stets einige der minimalen acht Leistungen, ferner die „Selbsttätigkeit" in unserem Sinne von Selbstdetermination der Art des Geschehens, mindestens der Nachweis der Selbsttätigkeit und durchweg die NB. am schwierigsten herzustellende Selbstregulation.

Künstliche Urzeugung durch methodische Synthese Roux'.

Um weiter zu kommen, muß, wie ich schon vor einiger Zeit dargelegt habe, methodisch synthetisch vorgegangen werden.

Statt der Einzelversuche muß methodisch versucht werden, die acht nötigen Einzelleistungen in einem einzigen Gebilde zu vereinigen, den Stoffwechsel aus den oben genannten vier Vorgängen mit Selbstveränderung, Selbstausscheidung des Veränderten, Selbstassimilation, zuletzt auch mit Selbstaufnahme, dann mit einem Anfang von mechanischer Hungerregulation im obigen Sinne bei unzureichender Nahrung. Ein solches Gebilde habe ich Isoplasson (Gleichesbildner) genannt. Dieses muß dann mit niederster Selbstbewegungsfähigkeit ausgestattet werden. Es erreicht so den Rang des Autokineon (Selbstbeweger).

Die Probionten.

Kommt dazu die Selbstteilung, so heißt das Gebilde Automerizon, Selbstteiler. Diese Leistung wird auf der einfachsten Stufe nicht sehr schwierig werden. Aber unendlich viel schwieriger wird es sein, die Selbstteilung eines Gebildes, das infolge der Vereinigung der bisher genannten Leistungen schon, sei es in sichtbarer oder unsichtbarer Weise, bereits „kompliziert strukturiert“ sein muß, so einzurichten, daß jeder besonders beschaffene Teil, so wie er ist, dabei verdoppelt und jeder von zwei solchen Geschwisterteilen auf eine andere Seite gebracht wird, wie dies der Mechanismus der indirekten Kernteilung der Zellen als qualitative Halbierung leistet.

Dann fehlt diesem Automerizon noch die Selbstregulation in der Ausübung dieser letzten Leistungen, die allmählich zu vervollkommnen wäre. Später käme dazu die Produktion bestimmter Gestaltungen aus inneren bestimmenden Ursachen, mit Selbstregulation auch ihrer Herstellung (Idioplasson). Dadurch wird das Gebilde in seinem Inneren wieder viel komplizierter und damit würde die jetzt auch „morphologische“ Assimilation und die Selbstteilung mit qualitativer Halbierung noch viel schwieriger.

Man sieht also, daß wir noch sehr weit von der Herstellung einfachster künstlicher Lebewesen entfernt sind. Man hat diese hier angedeutete methodische Synthese solcher Gebilde durch „sukzessive“ Herstellung und Häufung der einzelnen elementaren Lebensleistungen in einem einzigen Gebilde noch gar nicht begonnen.

Langsame Urzeugung durch sukzessive Züchtung der Grundfunktionen (Roux).

Obgleich bisher von den Autoren, selbst von Haeckel, immer angenommen worden ist, daß das erste Leben fast so plötzlich wie bei einer Schöpfung auch bei seiner natürlichen Entstehung auf einmal entstanden sei, so ist dies im letzteren Falle doch sicher unmöglich. Dazu sind wohl Jahrhunderte oder Jahrtausende des Erdgeschehens nötig gewesen, indem dauerfähige Arten des Geschehens entstanden, lange andauerten, dabei z.T. durch weitere Einwirkungen variierten, wonach wieder die dauerfähigsten am längsten andauerten, variierten und so weiter, indem immer die dauerfähigen Geschehensarten sich aufspeicherten, so daß Gebilde von den Charakteren der Lebewesen übrigbleiben und andauern mußten; denn die Lebewesen gehören zu den dauerfähigsten Gebilden infolge der oben charakterisierten Eigenschaften einschließlich der Selbstvermehrung, Selbstverbreitung und Selbstregulation.

Der spezielle Gang der ersten Entstehung der Lebewesen ohne Schöpfer muß wohl annähernd der vorstehend für die künstliche Synthese von mir als nötig bezeichnete gewesen sein:

Von den Grundleistungen des Stoffwechsels mußten wohl die Selbstveränderung, Selbstausscheidung und die chemische Selbstassimilation zugleich entstehen. Die bekanntlich leicht durch Selbstentzündung entstehende Flamme hat schon wirkliche Selbstveränderung und Selbstassimilation; die Ausscheidung des Veränderten wird mit durch die Schwerkraft bewirkt, ist also keine reine Selbstleistung, sie ist aber doch mit der Schwerkraft stets und ausreichend vorhanden. Die Aufnahme neuen Stoffes in die Flamme ist noch keine Selbstaufnahme ins Innere; aber sie ist immerhin ausreichend zur Dauerfähigkeit,

sofern nur die nötige Nahrung vorhanden ist. Die Flamme hat auch die Fähigkeit des Selbstwachstums und einer Selbstregulation im Ersatze des Verbrauchten, denn wenn sie stärker brennt, bildet sie auch mehr Wärme und assimiliert rascher, aber Hungerregulation hat sie nicht. Wenn aus der Flamme sich dasselbe Geschehen allmählich bei niederer Temperatur im Laufe des chemischen Erdgeschehens bildete, so war in diesem Isoplasson schon eine sehr dauerfähige Vorstufe des Lebens gegeben.

Von vielen im Laufe der Zeiten zufällig entstehenden Variationen solcher Grundsubstanz des Lebens mußten sich die dauerfähigsten am längsten erhalten, mußten sich aufspeichern. Das betraf zunächst Gebilde mit der mechanischen Hungerregulation, dann mit Selbstbewegung und Selbstteilung, immer sehr bald mit qualitativer Halbierung bei der Selbstteilung und bald nach jeder Erwerbung in derselben mit Selbstregulation.

Es ist nicht auszuschließen, daß das, was so durch unendlich viele Zufälle und Selbstaufspeicherung im Laufe sehr langer Zeiten des Erdgeschehens von selber entstehen konnte, durch den Scharfsinn des Menschen, bei streng methodischem Geschehen schon im Laufe von Dezennien hervorgebracht werden kann. Bei diesen Nachahmungsversuchen werden wir auch die zu diesen Leistungen „nötige" besondere chemische und physikalische Struktur allmählich erkennen, die die Physiologen bisher vergeblich durch Analyse zu ermitteln gesucht haben. Beide Arten der Forschung, die Analyse und Synthese, müssen immer Hand in Hand gehen. Und wenn wir auch noch sehr weit vom Ziele sind, so wird uns doch diese Art der Forschung der Erkenntnis vom physikalisch chemischen Wesen des Lebens immer näher bringen. (Siehe auch die Artikel: Protoplasma, von Lidforss, und Kennzeichen der organisierten Substanz von Ostwald.)

Literatur.

ROUX, W., 1881: Der Kampf der Teile im Organismus, Kapitel 5: Über das Wesen des Organischen. Leipzig. Neudruck in: Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik, Bd. I, Leipzig 1895.

— 1902: Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. 13

— 1905: Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik. Nr. 1: Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der Biologie. Leipzig. Urzeugung S. 105—119, Probiologie S. 149—154.

— 1906: Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Die Umschau, Wochenschrift, Nr. 8.

— 1907: Über Psychomorphologie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24, S. 687.

— 1908: Über Psychomorphologie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 25, S. 720.

RHUMBLER, L., 1906: Aus dem Lückengebiet zwischen organismischer und anorganismischer Materie. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch.

BARFURTH, 1912: Regeneration und Verwandtes. Fortschr. d. naturwiss. Forschung (herausgeg. v. Abderhalden), Bd. VI.

ROUX, 1912: Terminologie der Entw.-Mech. Artikel Probiologie, Automerizon, Isoplasson.

Man vergleiche auch die Artikel OSTWALD und LIDFORSS im vorliegenden Bande, sowie die letzten Abschnitte des „Kultur der Gegenwart"-Bandes Naturphilosophie von E. BECHER.

LEBENSLAUF, ALTER UND TOD DES INDIVIDUUMS.

Von

Waldemar Schleip.

Alle Lebensvorgänge sind flüchtige Erscheinungen in ununterbrochenen Reihen von Geschehnissen. Denn obwohl wir vom Standpunkte der mechanischen Betrachtungsweise des Lebens aus annehmen müssen und mit guten Gründen auch annehmen dürfen, daß es durch Urzeugung in anorganischem Stoff neu entstehen kann oder wenigstens in früheren Zeiten der Erdgeschichte entstehen konnte, ist uns heute doch noch kein Lebensvorgang bekannt, welcher nicht die unmittelbare Fortsetzung eines anderen ist. Trotzdem sind aber alle Lebenserscheinungen an räumlich streng gesonderte Naturkörper, an die lebendigen Individuen geknüpft. Das ist deshalb möglich, weil die in einem Individuum sich abspielenden Lebensvorgänge zur Entstehung neuer lebender Individuen führen.

Das Individuum und sein Lebenslauf.

Begriff des Individuums.

Die Organismen haben mit toten, individualisierten Naturkörpern, also etwa mit den Kristallen, gemeinsam, daß sie räumlich abgegrenzte Einheiten sind. Ihren Bestand verdanken sie aber nicht der relativen Unveränderlichkeit des Stoffes, aus welchem sie aufgebaut sind, sondern ihren Lebensvorgängen, welche das, was durch sie selbst verändert, leblos geworden und abgestoßen ist, durch Aufnahme neuer Substanzen und deren Umwandlung in lebendes Plasma wieder ersetzen. So bleibt das Individuum doch stets das gleiche, wenn auch die Stoffe, aus denen es ursprünglich bestand, durch neue vollkommen verdrängt sind, und wenn es dabei in seiner Form und seinen Eigenschaften auch von Grund aus verändert wurde. An unserem eigenen Körper findet ein fortwährender Stoffwechsel statt, leicht nachweisbar z. B. an der Hautoberfläche, wo die obersten Schichten fortwährend abgestoßen und aus den tieferen neugebildet werden, aber auch an allen oder fast allen anderen Teilen nicht fehlend. Noch viel augenfälliger ist dieser Vorgang etwa bei einem Schmetterling: Das Ei, die Raupe, die Puppe und der vollendete Falter sind alle nur Phasen in dem Dasein ein und desselben Individuums, so verschieden ihre Gestalt und ihr Bau sind, und so sehr auch die Stoffe sich verändert haben, aus welchen sie bestehen. Daher kann man wohl in jedem einzelnen Augenblick ein Individuum als etwas Morphologisches definieren, als eine räumlich abgegrenzte und in eigenartiger Weise angeordnete Menge von verschiedenartigen Substanzen; ziehen wir aber seine Dauerfähigkeit in Betracht, so ist das Individuum physio-

logisch zu kennzeichnen. In diesem Sinne ist das lebende Individuum nichts anderes als ein ununterbrochener und an einen begrenzten Raum gebundener Vorgang, ein gesetzmäßiges Kräftespiel, durch welches der Körper des Individuums dauernd auf- und abgebaut wird, durch das hauptsächlich Wärme und chemische potentielle Energie an die Außenwelt abgegeben und Arbeit geleistet wird, und welches sich dadurch selbst erhält, daß die Wirkungen des Kräfteumsatzes eine fortwährende Zufuhr neuer Energiemengen bedingen, deren Quellen vor allem chemische Verbindungen und in letzter Linie die Sonne sind. So bildet, wie Roux (S. 186) ausführte, die Flamme ein in begrenztem Sinne zutreffendes Bild eines lebenden Individuums, nur baut sie nicht wie dieses während des Kräfteumsatzes einen Körper auf. Ein lebendes Individuum unterscheidet sich von einem Kristallindividuum aber auch dadurch, daß es nicht nur eine räumlich begrenzte Erscheinung ist, sondern sein Dasein hat, wie die Erfahrung lehrt, auch Grenzen in der Zeit. Denn wenn sein Bestehen nicht damit aufhört, daß seine Lebenserscheinungen mangels zureichender innerer oder äußerer Bedingungen ihr Ende finden, führen die Vorgänge in ihm zu einer Teilung, womit es natürlich als Individuum nicht weiterbesteht.

Diese allgemeine Fassung des Begriffs Individuum gibt uns aber noch keine greifbare Vorstellung; es wird hierzu nötig sein, auf den morphologischen Bau der lebenden Individuen einzugehen, doch genügen für das Verständnis der weiteren Ausführungen wenige Worte. Alle uns bekannten Organismen stellen entweder Einheiten vom Bau einer Zelle dar, so daß ihr Körper bloß aus einem Zelleib und dem Zellkern besteht; wir wollen zu diesen der Einfachheit halber auch die allerdings etwas abweichend gebauten Bakterien rechnen. Oder die lebenden Individuen sind sog. Personen, die aus mehreren bis ungezählten Millionen von Zellen zusammengesetzt sind, welche sich verschiedenartig differenziert haben. Oder — was aber weniger häufig ist — sie müssen als Cormen aufgefaßt werden, die aus einer Anzahl von Personen aufgebaut sind. Daraus ist zu entnehmen, daß man zu der Auffassung gelangt ist, daß im Laufe der Stammesgeschichte mehrere, ursprünglich selbständige Individuen sich zu einer höheren Lebenseinheit verbinden können, mehrere Zellen zu einer Person, mehrere Personen zu einem Cormus.

Phasen des Lebenslaufes.

Da die Individuen aus anderen entstehen und neuen wiederum das Leben geben, und da sich dabei überall wiederkehrende Veränderungen abspielen, so können wir den gesamten Lebenslauf eines jeden Individuums in folgende Phasen einteilen: die Phase des Wachstums oder das Jugendstadium beginnt gleichzeitig mit der Entwicklung des Individuums und endet, wenn dieses seine volle Größe und Ausbildung erlangt hat. Während dieser Zeit führen die Lebenserscheinungen nicht nur zu einem Ersatz der im Stoffwechsel verausgabten Substanzen, sondern es kommt auch zu einem Wachstum des Körpers und damit gleichzeitig zu einer Differenzierung der Teile. Der Aufbau übertrifft also den Abbau. Das geschieht bei den einzelligen Organismen bloß durch Wachstum und Differenzierung der Zellteile, während bei den Vielzelligen hierzu noch eine Vermehrung der Zellen durch Teilung und ein Verschiedenwerden ganzer

Zellen kommt. Im allgemeinen kann man sagen, daß das Wachstum am Beginn dieser Periode am stärksten ist und sich dann mit zunehmendem Alter allmählich verringert. Das gilt aber nur für das Individuum als ganzes genommen; denn während einige seiner Organe am Anfang stark wachsen und später weniger, vergrößern sich andere, wie z. B. die Flügel des Schmetterlings, hauptsächlich kurz vor dem Ende des Jugendstadiums, und manche erfahren sogar schon während dieser Zeit wieder eine Verkleinerung und Rückbildung, wie etwa der Schwanz der Froschlarve. Auch kann das Wachstum wie die Differenzierung zeitweilig stillestehen, und Körpergewicht und Höhe der Ausbildung können sogar vorübergehend abnehmen. Auf das Jugendstadium folgt die Phase des Ausgewachsen- und Ausgebildetseins, das Stadium der Reife. In diesem sind die Stoffwechselvorgänge quantitativ nicht oder nur relativ verringert; trotzdem kommt es aber nur selten zu beträchtlichen Veränderungen des Körperbaues, denn meistens wird die zugeführte Nahrung nur für den unmerklichen Ersatz der abgebauten Teile verwendet; Stoffabgabe und Stoffaufnahme halten sich nun das Gleichgewicht. Die Hauptleistungen dieser Lebensphase sind aber die Fortpflanzung und alle damit zusammenhängenden Verrichtungen. Die Fortpflanzung besteht bei den Einzelligen in der Zellteilung, während die typische Vermehrungsweise der Vielzelligen die Bildung von Keimzellen ist, aus welchen wiederum neue Individuen entstehen. Schließlich kann man häufig als eine dritte und letzte Phase im Leben des Individuums das Stadium des Alters oder der Seneszenz feststellen. In diesem hören nicht nur Wachstum und Vermehrung auf, sondern es kommt, da der Abbau den Aufbau jetzt übertrifft, sogar eine allmähliche Verkleinerung oder eine Degeneration der Körperteile zustande, die schließlich als natürliches Ende des Individuums seinen physiologischen Tod eintreten läßt.

Fragestellung.

Damit sind wir zu den Fragen gelangt, welche in diesem Aufsatze hauptsächlich behandelt werden sollen: Ist der Eintritt des Altersstadiums und des physiologischen Todes eine allgemeine und notwendige Erscheinung im Lebenszyklus der Individuen? Durch welche Ursachen wird sie hervorgerufen? Welche Bedingungen regeln die natürliche Lebensdauer der Individuen der verschiedenen Arten?

Der Tod.

Begriff des Todes.

Was scheint gewisser zu sein als das unabwendbare Schicksal des Todes, welches schließlich jedes lebende Wesen trifft? Die zwei Begriffe Leben und Tod, die einander so unversöhnlich gegenüberstehen, treten uns stets gemeinsam ins Bewußtsein, und wie das Rätsel des Lebens, so ist auch das Geheimnis des Todes ein uraltes Problem des Menschen. Was Leben im tiefsten Grunde ist, wissen wir nicht, und es ist wenig Aussicht vorhanden, daß wir es bald erfahren werden. Aber das Wesen des Todes kennen wir. Der Tod ist ursprünglich ein populärer Begriff; wenn wir ihn wissenschaftlich fassen wollen, so müssen wir mit Weismann den Tod eines lebenden Individuums als den unwiederbringlichen Verlust seines Lebens bezeichnen, wobei der lebende Organismus in eine Leiche umgewandelt wird. Es ist dabei ganz gleichgültig, durch welche Ursachen der

Tod herbeigeführt wird, auch können die postmortalen Veränderungen, die sich weiterhin an der Leiche abspielen, sehr verschieden sein, ohne daß sie allgemein gültige Kennzeichen des Todes bilden. Der natürliche Gang der Dinge besteht ja meistens darin, daß der Leib zur Erde wird, das heißt zerfällt und in immer einfachere organische und anorganische Verbindungen übergeht. Aber das ist nicht immer so. Viele Leichen dienen lebenden Tieren und Pflanzen zur Nahrung, ihre Bestandteile werden also sofort wieder von lebenden Wesen zu lebender Substanz aufgebaut. Oder die Leichen werden nur einfach mumifiziert, das heißt, sie trocknen in wasserdampfarmer Atmosphäre ein, wie die Leichen der Mönche auf dem Großen St. Bernhard, und können sich so unter gewissen Vorbedingungen dauernd erhalten. Andere Leichen bleiben jahrtausendelang im Eise eingefroren unverändert, wie die Mammute im Eise Sibiriens. Die moderne hochausgebildete histologische Technik versteht es, lebende Organismen derart in Leichen umzuwandeln, daß die Struktur der Gewebe nur in den allerfeinsten Einzelheiten von jener abweicht, die im Leben vorhanden war, und solche Präparate sind anscheinend unbegrenzt lange haltbar. Trotz alledem werden wir wenigstens bei einigermaßen genauer Untersuchung niemals im Zweifel bleiben können, ob wir einen lebenden oder einen toten Organismus, also eine Leiche vor uns haben.

Wenn aber ein Individuum wirklich gestorben sein soll, so muß der Verlust seines Lebens ein unwiederbringlicher sein, denn sonst besteht nur Scheintod. Wir können viele Organismen, wie etwa Insekten oder in Entwicklung begriffene Eier des Pferdespulwurmes z. B. dadurch, daß wir sie stark abkühlen, in einen solchen Zustand bringen, daß sie einer Leiche durchaus ähnlich sind, weil sie eben keine Lebenserscheinungen mehr zeigen. Aber sie leben trotzdem, es muß eine „vita minima" in ihnen fortbestehen, denn wenn sie wieder in höhere Temperatur gebracht werden, so erweisen sie sich nicht als Leichen, sondern sie leben wieder auf. Auch aus inneren Gründen erfahren die Lebensvorgänge bei manchen, zumal niederen Tieren und Pflanzen einen zeitweiligen scheinbaren Stillstand. Die Infusionstiere bilden, wenn das Wasser, in welchem sie leben, schlecht wird, wenn Nahrungsmangel eintritt oder aus anderen äußeren Veranlassungen eine Hülle um sich und verharren darin kürzere oder längere Zeit, um später unter günstigeren Lebensbedingungen wieder aus der Hülle auszuschlüpfen. Diese Verminderung der Lebensäußerungen und damit des Stoffwechsels auf das geringste mögliche Maß ist nichts anderes als eine Schutzmaßregel gegen ungünstige Lebensbedingungen; auch viel höhere Tiere sind zu einer vorübergehenden Herabsetzung ihrer Lebensäußerungen fähig, wie der Winterschlaf mancher Säugetiere beweist.

Gibt es aber nicht außer dem endgültigen Stillstand des Lebens und der Entstehung einer Leiche noch ein anderes, auch für sich allein schon charakteristisches Kennzeichen des Todes? Ist vielleicht nicht der Tod eines Individuums schon damit gegeben, daß es als solches zu bestehen aufhört, wenn es sich teilt? Wir müssen diese Frage verneinen, können auf die Gründe dafür aber erst später eingehen.

Alterserscheinungen und physiologischer Tod.

Warum sind aber die Organismen dem Tode verfallen? Die allermeisten Tiere, auch fast alle Menschen, sterben infolge einer Krankheit oder gewaltsamer Vernichtung. Und da wir durch mancherlei Eingriffe, durch chemische Stoffe, übermäßige Hitze oder Kälte und ähnliche Mittel einen jeden Organismus sicher abtöten können, so dürfen wir mit vollständiger Gewißheit behaupten, daß kein lebendes Wesen jene Unsterblichkeit besitzt, welche der Mensch den Göttern zuschreibt, und welche im Nichtsterbenkönnen besteht. Nun stehen wir aber vor der Frage, ob die vielzelligen Tiere und Pflanzen, von welchen wir zunächst allein sprechen, auch sterben müssen, wenn weder Krankheit noch äußere Gewalt ihrem Leben ein Ziel setzt, das heißt also, gibt es bei ihnen einen natürlichen oder physiologischen Tod?

Alterserscheinungen beim Menschen. Es ist verständlich, daß diese Frage namentlich in Hinblick auf den Menschen sehr oft behandelt wurde. Wir wissen, daß der Mensch im Alter Veränderungen seiner körperlichen und psychischen Eigenschaften aufweist, welche die Kennzeichen der sog. Senilität bilden. Diese können früher oder später eintreten, so daß ein Mensch unter Umständen schon lange vor dem Eintritt ins Greisenalter senil wird, was darauf beruht, daß die Altersveränderungen im weiteren Sinne des Wortes nicht bloß von der Lebensdauer, sondern auch von den Einwirkungen abhängen, welche ein Mensch während seines Lebens erfahren hat. Krankheiten, Verletzungen, übermäßige Anstrengungen der Organe, Exzesse jeder Art haben Veränderungen zur Folge, welche z. T. ja wieder vollständig behoben werden können, von denen aber doch einige als dauernde Schädigungen zurückbleiben. Wenn sich diese im Laufe der Jahrzehnte anhäufen, so wird die Lebensmaschine immer unvollkommener werden, bis sie endlich ganz arbeitsunfähig ist. Das Ende wird dann bekanntlich dadurch beschleunigt, daß im Alter, also in einem Zustand herabgesetzter Lebensfähigkeit, eine Krankheit tödlich wirkt, welche einem vollkommenen, jugendkräftigen Körper kaum Gefahr bringt. Metschnikoff hat bekanntlich die Theorie aufgestellt, daß zu den wichtigsten Schädlichkeiten, welche die Altersveränderungen des Menschen und seinen schließlichen Tod herbeiführen, die Giftstoffe gehören, welche die im Darm normalerweise vorhandenen Bakterien erzeugen. Wenn aber alle die genannten Einwirkungen allein das Altern und den Tod verursachten, so dürften diese nicht eintreten, wenn ein Mensch, wie es theoretisch ja denkbar ist, während seines ganzen Lebens vor der Einwirkung aller Schädlichkeiten behütet würde; schon allein Schutzmaßregeln gegen die von den Darmbakterien hervorgebrachten Toxine müßten unser Leben beträchtlich verlängern, und Metschnikoff hat diese tröstliche Ansicht auch zuversichtlich verteidigt. So würde der Tod also kein unabwendbares Schicksal sein, sondern er würde stets nur von schädlichen Einwirkungen und deren Folgezuständen herbeigeführt werden, eine Ansicht, die neuerdings auch Doflein vertritt. Das ist auch ausgedrückt in dem alten Satze der Pathologie: „In sensu strictissimo nemo morte sine morbo defungitur.“

Nun kennt man aber Fälle, wo Greise starben, die vorher keinerlei Krankheiten gezeigt hatten, und deren Körper auch keine eigentlich pathologischen Veränderungen aufwiesen. Ist ihr Tod ein physiologischer, also mit Naturnotwendigkeit durch die normalen Lebensvorgänge selbst bedingt? Auch der Körper solcher Greise zeigt ganz charakteristische anatomische Veränderungen, welche man die „reinen" Alterserscheinungen nennt, sie bestehen vor allem in dem sog. „Greisenschwund": Die Dicke der Wand der Röhrenknochen und die Substanz der Knochen überhaupt nimmt ab, das Fettgewebe, die Elemente der meisten Schleimhäute, der Muskulatur und des Zentralnervensystems werden kleiner, wozu noch vielerlei andere Veränderungen kommen. Vor allem soll es neben der Alterssklerose der Blutgefäße die Altersatrophie der Ganglienzellen sein, welche die Lebensfähigkeit des Körpers immer mehr herabsetzt und schließlich ganz ausschließt, so daß Mühlmann und Ribbert den eigentlichen Greisentod einen „Gehirntod" nennen.

Alterserscheinungen bei Tieren.

Wir wissen ganz sicher, daß auch die Tiere aus reiner Altersschwäche sterben können. Wenn ein Maikäfermännchen mehrere Wochen sich umhergetummelt und gepaart hat, dann hört es allmählich auf mit Fressen, fliegt nicht mehr, kriecht schließlich nur noch auf Anstoßen herum und bleibt zuletzt, scheinbar tot, liegen. Nur ab und zu bewegt es noch eines der Beine, namentlich wenn man es reizt, dann werden die Bewegungen immer seltener und schwächer, und endlich ist das Tier wirklich tot, ohne daß man eine eigentliche Ursache feststellen könnte. Recht merkwürdig ist, wie rasch dieses natürliche Ende bei manchen Tieren eintritt. Manche Schmetterlingsweibchen legen ihren ganzen Eiervorrat auf einmal ab, um dann ganz kurze Zeit darauf an der gleichen Stelle zu sterben; neuere Untersuchungen von Ph. und N. Rau haben allerdings gezeigt, daß die Ablage des Eiervorrates bei solchen Schmetterlingen nicht immer ihren Tod zur unmittelbaren Folge hat; sie können besonders unter gewissen künstlich hergestellten Bedingungen noch verhältnismäßig lange leben. Wohl immer ist das Leben der Eintagsfliege bald zu Ende, sowie sie ihre Eier in das Wasser fallen gelassen hat. Noch unmittelbarer tritt der natürliche Tod bei der Drohne der Honigbiene ein. Sobald das Männchen das Begattungsorgan während der Paarung ausgestülpt hat, ist es auch schon tot, und die Königin muß sich selbst von der Last des toten Körpers befreien. Ja, auch wenn man es künstlich zur Ausstülpung des Begattungsorganes veranlaßt, stirbt es dabei sofort, dagegen können die Drohnen, wenn sie nicht zur Paarung kommen, anscheinend viel länger leben. In diesen letzten Fällen fehlen also eigentliche Altersveränderungen, und das natürliche Ende des Individuums tritt unter dem Bild einer Katastrophe ein; möglicherweise wird es herbeigeführt durch eine Art Nervenschock. Leider sind bisher die Altersveränderungen namentlich der niederen Tiere noch recht wenig untersucht, obwohl solche sicherlich vorkommen. Doch hat neuerdings Harms feststellen können, daß ähnlich wie beim Menschen auch bei einem Röhrenwurm senile Erscheinungen am Gehirn sich einstellen, welche auf den Blutkreislauf ungünstig einwirken und dadurch zum Absterben des Tieres führen.

Wir können nach dem Gesagten nicht bezweifeln, daß es bei den vielzelligen Tieren einen physiologischen Tod gibt, dem bei manchen charakteristische Altersveränderungen vorausgehen können. Einen Beweis für die Anschauung, daß aus rein inneren Gründen nach einer bestimmten Zeit jedes Tier sterben muß, bildet auch die später noch eingehender zu behandelnde Tatsache, daß es erfahrungsgemäß für jede Art eine obere Grenze der Lebensdauer gibt, die auch unter den günstigsten Bedingungen nicht überschritten wird. Nicht anders verhalten sich auch die meisten Pflanzen, da sie selbst unter günstigen äußeren Bedingungen nach einer bestimmten Zeit absterben. Doch liegen bei vielen von ihnen besondere Verhältnisse vor, auf welche wir später eingehen.

Ursachen der Alterserscheinungen.

Durch welche Ursachen kommen nun die „reinen" Altersveränderungen und der physiologische Tod zustande? Es scheint, daß es die normale Funktion der Gewebe und Zellen selbst ist, welche ihre allmähliche Arbeitsunfähigkeit herbeiführt, ebenso wie bei manchen Schmetterlingen der physiologische Vorgang der Eiablage den Organismus so verändert, daß er bald darauf stirbt. Beim Menschen führen die fortgesetzt sich wiederholenden Dehnungen, welche die elastischen Fasern in der Wand der Schlagadern erfahren, zu ihrer allmählichen Erschlaffung, womit eine charakteristische Altersveränderung, der Elastizitätsverlust der Gefäßwände, rein mechanisch durch die Funktion erklärt ist. Wenn das so ist, so müßten die senilen Veränderungen der Gefäßwände schon im frühsten Lebensalter beginnen, sobald eben die Herztätigkeit in Gang gekommen ist. Tatsächlich wird das von manchen Pathologen auch angenommen, nur sollen die Schädigungen der Gefäßwände, solange der Körper wächst und die Blutmenge und der Umfang der Gefäße zunehmen, infolge von Neubildung elastischen Gewebes ausgeglichen werden. Ähnlich könnte auch die Jahrzehnte hindurch dauernde Arbeit der Ganglienzellen deren Funktionstüchtigkeit allmählich vermindern, vielleicht weil sich fortgesetzt in ihnen Stoffwechselprodukte — fettartige Körnchen — anhäufen, welche ihre Ernährung mehr und mehr beeinträchtigen. Ebenso wie die Gefäßwände schon frühzeitig durch die Funktion geschädigt werden, setzt auch, wie Mühlmann gefunden hat, diese körnige Degeneration der Ganglienzellen schon in den ersten Lebensjahren ein und schreitet allmählich mit zunehmendem Alter fort. Ähnliche mit dem Alter zunehmende fettige Körnelungen werden auch in den Zellen mancher anderer Organe, z. B. der Schilddrüse und der Hypophyse beobachtet, dagegen bedeutet die sog. „braune Pigmentierung" des Herzmuskels, der Leberzellen usw. vielleicht etwas anderes, da ihre Steigerung mit fortschreitendem Alter nicht sicher erwiesen ist.

Die im vorstehenden kurz charakterisierte Auffassung, welche als „Abnützungstheorie" bezeichnet werden kann, fand allerdings nicht allgemeine Anerkennung. Mühlmann ist der Ansicht, daß die körnige Degeneration nicht die Folge der Funktion ist, sondern durch eine Unterernährung hervorgerufen wird, welche diejenigen Organe am frühzeitigsten betrifft, die wie das Gehirn am ungünstigsten in bezug auf die Ernährung im Körper gelagert sein sollen. Eine ganz andere Hypothese zur Erklärung der Seneszenzerscheinungen hat Roux aufgestellt: danach soll die Altersatrophie der Organe ebenso wie ihr

Wachstum und ihre Differenzierung zum Teil wenigstens unmittelbar durch ererbte Ursachen hervorgerufen werden.

Scheintod.

Wenn die besprochene Abnützungstheorie, welche zurzeit wohl die meisten Anhänger findet, richtig ist, dann muß es möglich sein, den physiologischen Tod eines Individuums hinauszuschieben, wenn wir dieses in eine Art von Dornröschenschlaf sinken lassen, das heißt, wenn wir verhindern, daß seine Organe funktionieren, ohne daß es dabei aber stirbt. Das wird durch die Tatsachen durchaus bestätigt. Das bekannteste Beispiel hierfür bildet *Macrobiotus Hufelandi* und andere Bärtierchen, welche, wenn man sie langsam eintrocknen läßt. zehn Jahre lang in der Trockenstarre auszuharren vermögen, aus welcher sie durch Befeuchtung dann wieder zu neuem Leben erweckt werden können. Rädertiere sollen in einem solchen Zustande 15 Jahre, ein kleines Fadenwürmchen, das Weizenälchen, gar 27 Jahre lang lebensfähig bleiben. Ganz Ähnliches zeigt sich bei einigen Parasiten. Die Finnen des menschlichen Bandwurmes *Taenia solium* können in der Muskulatur, besonders aber im Gehirn und Auge, viele Jahre lang am Leben bleiben, und die Muskeltrichine kann sogar nach ziemlich sicher verbürgten Beobachtungen über 30 Jahre in ihrer Kapsel ausharren, um schließlich, wenn sie in den Darm eines geeigneten Wirtes gelangt ist, doch noch zum geschlechtsreifen Tier zu werden. Wenn eine Trichine früher aus den Muskeln in den Darm gelangt, so wird sie früher geschlechtsreif, und damit ist auch ihr Leben früher zu Ende. Es braucht nicht näher ausgeführt zu werden, daß die Fähigkeit, in einem solchen Dauerzustand auszuharren, hier wie bei den Protozoen eine Anpassung an die Lebensbedingungen darstellt, wir sehen daraus aber, daß bei einer Einschränkung der Lebensäußerungen auf ein Mindestmaß der Organismus offenbar durch seine Funktionen so wenig geschädigt wird, daß sein Leben sich um ein Vielfaches verlängert. Weismann erwähnt in seinem bekannten Aufsatze über die Dauer des Lebens, welchem viele der hier gemachten Angaben entlehnt sind, daß Zecken (*Argas persicus*), welche in einer Schachtel zufällig vergessen liegen geblieben waren, drei Jahre danach noch lebend vorgefunden wurden. Ebenso beobachtete er, daß Käfer bis sechs Jahre lang in einer Art von Hungerschlaf ausharren konnten, während dessen der Stoffwechsel offenbar auf eine Art von vita minima herabgesunken war. Schließlich sei noch als ein letztes Beispiel erwähnt, daß manche Landschnecken, die man bis 15 Jahre lang trocken in Sammlungen aufbewahrt hatte, bei zufälliger Befeuchtung zu neuem Leben erwachten. Es ist in diesem Zusammenhange auch erwähnenswert, daß Eintagsfliegen länger als normal leben, wenn man sie einzeln in Gefangenschaft hält und dadurch an der Fortpflanzung hindert.

Wenn es also auch als ziemlich sicher gelten kann, daß die Funktion selbst die Lebensfähigkeit der Organismen vernichtet, so ist uns der mechanische Vorgang dabei in den meisten Fällen noch ganz unbekannt. Wir müssen uns auch fragen, warum die Individuen die Schädigungen, welche sie im ganzen und in ihren einzelnen Zellen durch den Lebensvorgang erlitten haben, nicht ebenso ausbessern können, wie eine Eidechse ihren abgeworfenen Schwanz, ein Molch das

abgebissene Bein zu regenerieren vermag. Die Vorbedingungen hierfür wären gegeben, denn auch die Gewebe unseres eigenen Körpers besitzen eine solche Regenerationsfähigkeit, allerdings in beschränkterem Maße, indem z. B. eine Wunde von der Oberhaut wieder überwachsen, verloren gegangene Knochensubstanz wieder ersetzt werden kann. Auch bleibt, wie es scheint, die Regenerationsfähigkeit der Zellen mancher Epithelgewebe während des ganzen Lebens erhalten, da solche Zellen sich fortgesetzt teilen und dadurch neue Zellen liefern können. Es scheint daher eine unnötige Grausamkeit der Natur zu sein, daß sie alle Tiere und Pflanzen dadurch dem schließlichen Tod weihte, daß sie ihnen die Fähigkeit versagte, durch fortgesetzte Neubildung aller Gewebs- und Organteile ihren Körper jugendfrisch zu erhalten. Wir sind also offenbar durch diese Überlegungen den letzten Ursachen des physiologischen Todes noch nicht näher gekommen, so daß wir nun versuchen wollen, sie auf einem neuen Wege zu ergründen.

Theoretische Vorstellungen über die Notwendigkeit des physiologischen Todes.

Wir wollen in diesem Abschnitt kurz die Frage zu beantworten suchen, ob wir rein theoretisch aus den Erscheinungen des Lebens notwendig den Schluß ziehen müssen, daß das Leben eines jeden Wesens einmal zu seinem Tode führen muß, so wie wir auch nicht um die Folgerung herumkommen können, daß das Leben überhaupt auf unserm Planeten einmal ein Ende haben wird, weil die Sonne, der letzte Lebensquell, schließlich erkaltet. Es gibt viele Biologen, welche glauben, daß man diese Frage bejahen muß, und wir wollen die Ansicht von einigen derselben kennen lernen.

Hypothesen über die Notwendigkeit des Todes.

Bernstein nahm an, daß in jedem Organismus eine das Leben fördernde und eine das Leben hemmende Kraft wohne, und daß die letztere in dem Maße zunimmt, wie der Organismus heranwächst. Da also die fördernde Kraft mehr und mehr von der hemmenden übertroffen wird, muß nach einer bestimmten Zeit das Leben des Individuums notwendig erlöschen. Da wir aber sehen, daß das Leben in seiner Gesamtheit nie aufhört, so muß es einen Vorgang geben, welcher das Leben verjüngt. Das geschieht bei der Befruchtung; denn wenn sich zwei einzellige Tiere oder zwei Keimzellen miteinander vereinigen, dann sollen sich ihre hemmenden Kräfte gegenseitig aufheben, die fördernden sich aber unterstützen. Man sieht leicht ein, daß diese Überlegungen keinen zwingenden Beweis für die Notwendigkeit des Todes bilden, denn ganz abgesehen davon, daß wir keinen Grund dafür haben, eine Leben hemmende und eine Leben fördernde Kraft vorauszusetzen, können wir auch nicht einsehen, warum durch das Wachstum nur die hemmenden, nicht aber auch die fördernden Kräfte vermehrt werden sollen. Mit dem Wachstum und der Ausbildung des Organismus sollten doch im Gegenteil die Einrichtungen, welche seinen Bestand fördern, nur vervollkommnet werden. Bühler legte sich die Notwendigkeit des Todes in anderer Weise zurecht: nach ihm beginnt ein jedes Individuum sein Dasein ausgerüstet mit einem bestimmten Maß von chemischen Affinitäten zu den Substanzen, welche ihm als Nahrungsstoffe dienen, und sein ganzes Leben besteht

im Grunde genommen darin, daß diese Affinitäten durch Zuführung der Substanzen gesättigt werden. Am Anfange, wo dieses noch nicht geschehen ist, muß daher der Stoffwechsel und das Wachstum am stärksten sein; wenn die Affinitäten aber mehr und mehr gesättigt werden, so tritt das Altern und am Ende schließlich der Tod ein. Die Kontinuität des Lebens wird nach Bühlers Hypothese ebenfalls durch eine Art von Verjüngung der lebenden Substanz gewährleistet. Denn durch die Verschmelzung zweier Zellen, d. h. durch den Befruchtungsvorgang, sollen in ihr neue chemische Affinitäten entstehen. Aber auch diese Hypothese befriedigt nicht, denn sie beweist nicht die Notwendigkeit des Todes, sondern setzt vielmehr schon voraus, daß sie vorhanden ist. Nicht anders steht es mit der Theorie von Richard Hertwig, welche von den Lebenserscheinungen der Zelle ausgeht. Das Wesentliche ihres Inhalts ist die Annahme, daß durch die Funktion der Zelle der Kern übernormal groß wird, wodurch die Lebensfähigkeit der Zelle leidet. Diese Störung des normalen Baues kann anfangs von der Zelle behoben werden, wenn aber eine Zelle sich viele Generationen hindurch geteilt hat, was bei den einzelligen wie bei den vielzelligen Organismen der Fall ist, so hat sich die Störung so häufig wiederholt, daß sie schließlich von den letzten Abkömmlingen nicht mehr behoben werden kann. Diese müssen daher sterben. Die tatsächliche Erhaltung des Lebens ist nur dadurch ermöglicht, daß durch eine Verschmelzung zweier Zellen und ihrer Kerne der Bau des Verschmelzungsproduktes so reorganisiert wird, daß die Störung endgültig beseitigt ist. Auch diese Ansicht ist nur haltbar, wenn tatsächlich nach einer Reihe von Zellteilungen der Tod eintritt; seine Notwendigkeit wird auch durch diese Hypothese nicht bewiesen.

Potentiell unsterbliche Lebenssubstanz.

Man kann sich im Gegensatz zu diesen und ähnlichen Gedankengängen, ohne auf Schwierigkeiten zu stoßen, theoretisch einen Organismus vorstellen, welcher die Fähigkeit zu dauerndem Leben besitzt. Wir brauchen bloß anzunehmen, daß er das, was durch seinen Stoffwechsel abgebaut ist, durch Aufbau aus anderen Substanzen ersetzt; wenn die Fähigkeit hierzu eine vollkommene ist, wogegen sich rein theoretisch nichts einwenden läßt, so ist unter zureichenden äußeren Bedingungen der dauernde Bestand dieses Organismus gesichert. Wir sind nun durch die uns bekannten Lebenserscheinungen eigentlich zu der Annahme gezwungen, daß es eine solche lebende Substanz, welche keinen physiologischen Tod besitzt, wirklich gibt. Es ist die in den Keimzellen vorhandene lebende Substanz, welche zur Entstehung neuer lebenden Individuen führt; wäre sie nicht vorhanden, so gäbe es auch keine Kontinuität des Lebens. Nur muß diese potentiell unsterbliche Substanz auch noch andere Eigenschaften besitzen: sie muß wachsen und sich teilen können, denn sonst wäre eine Vermehrung der lebenden Organismen nicht möglich; sie muß auch mit einer anderen zu einer neuen lebenden Substanz verschmelzen können, denn das sehen wir bei der Befruchtung. So haben wir uns nun die Frage vorzulegen, ob es nicht doch Organismen gibt, welche die potentielle Unsterblichkeit der theoretisch erdachten lebenden Substanz besitzen, und ob der physiologische Tod, den wir von anderen kennen, nicht eine sekundäre Erscheinung ist.

Die potentielle Unsterblichkeit der einzelligen Organismen.

Kaum ein anderes Ergebnis der Biologie macht auf jeden einen solch eigenartigen und unauslöschlichen Eindruck wie das, daß man Organismen kennen gelernt hat, welche vor dem Verhängnis, notwendig einmal sterben zu müssen, bewahrt sind. Denn es gibt wirklich potentiell unsterbliche Wesen. Zuerst haben, unabhängig voneinander, Weismann und Bütschli erkannt, daß die einzelligen Organismen nicht sterben müssen; besonders war es der erstere, welcher dieser Anschauung zum Sieg verholfen und die sich daraus ergebenden Folgerungen so einleuchtend dargestellt hat, daß man im Zusammenhang mit der Unsterblichkeit der Einzelligen und dem Ursprung des physiologischen Todes mit Recht stets seinen Namen nennt. Seine Ausführungen bilden auch die wesentliche Grundlage der folgenden Darstellung.

Fortpflanzung der Einzelligen.

Bei den einzelligen Tieren, den Protozoen, und den einzelligen Pflanzen gibt es im Grunde genommen nur eine Fortpflanzungsart, nämlich die Zweiteilung, so verschieden sie auch im einzelnen verlaufen mag. Ein Bakterium schnürt sich dabei ohne weitere erkennbare Vorgänge einfach durch. Bei einer Amöbe teilt sich zuerst der Kern, und wenn das geschehen ist, dann zerfällt auch der Zelleib in zwei Teile, von welchen ein jeder einen Tochterkern erhält. Auch die viel höher organisierten Wimperinfusorien, die oft eine sehr komplizierte Gestalt besitzen, bestimmt angeordnete Wimpern tragen und noch andere Organellen besitzen, schnüren sich wie eine Amöbe durch. Noch während der Zellleib sich teilt, nehmen die beiden Tochterindividuen durch Umlagerung ihrer Substanzen die Form des Mutterindividuums an, nur sind sie natürlich kleiner als dieses; die Organe, welche sie bei der Teilung nicht mitbekommen, bilden sich aus dem Plasma ihres Körpers neu. Wenn nun ein Bakterium, eine Amöbe oder ein *Stentor* zur Teilung schreitet, was wir als die natürliche Folge des vorausgegangenen Wachstums ansehen müssen, stirbt das Individuum dann während dieses Vorganges? Man kann nicht leugnen, daß dabei etwas eintritt, was mit dem Tode eines Menschen eine gewisse Ähnlichkeit besitzt; denn wie der Mensch mit seinem Tode aufhört, als Individuum weiter zu bestehen, weil er allmählich zerfallen wird, so hört auch eine Amöbe mit ihrer Teilung auf, als Individuum fortzudauern. Wenn man daraus aber schließen wollte, daß die Einzelligen bei ihrer Teilung sterben, so würde man sich auf einen ganz subjektiven Standpunkt stellen. Für uns ist allerdings das Bewußtsein der selbständigen Individualität ein wesentlicher Teil unseres Daseins, und von diesem Standpunkt aus sehen wir in dem Tod vor allem das Ende des subjektiv empfundenen Ichs. Wir haben aber kein Recht vorauszusetzen, daß die Amöben dieselben Gefühle besitzen. Außerdem teilen sich aber manche einzelligen Organismen in einer Weise, daß es niemandem einfällt zu behaupten, sie stürben dabei. Bei manchen Sauginfusorien geschieht die Teilung nämlich so, daß sich von dem Individuum ein verhältnismäßig kleines Stück Plasma mit einem ebenfalls sehr kleinen Teil des Kernes ablöst, während das andere dadurch in seinem Bau nicht wesentlich verändert wird. Man spricht dann von der Entstehung einer Knospe am Muttertier und

nimmt dabei sehr berechtigterweise an, daß das größere Teilstück das Dasein des Mutterindividuums fortsetzt. Sogar bei den vielzelligen Tieren kann Ähnliches vorkommen, wenn sich z. B. an dem bekannten Süßwasserpolypen eine Knospe bildet. Da es nun — sogar bei ein und derselben Art — alle möglichen Zwischenstufen gibt zwischen einer Teilung in zwei gleich große Tochterindividuen und einer Teilung in zwei ungleiche Stücke, also in ein Muttertier und eine Knospe, so hätten wir keinen Anhaltspunkt zur Entscheidung, wann es bei einer Teilung eines Protozoons zu seinem Tode komme und wann nicht.

Aber wir haben noch einen zweiten, viel gewichtigeren Grund zu der Behauptung, daß die Einzelligen bei ihrer Teilung keinen Tod erleiden. Denn wir lernten zwei Kennzeichen kennen, welche mit dem Begriffe des Todes untrennbar verknüpft sind: der endgültige Stillstand des Lebens und die Entstehung einer Leiche. Mit vollem Rechte ruft aber Weismann aus: Was stirbt denn, wo ist die Leiche, wenn ein einzelliger Organismus sich teilt? Die Tochterindividuen sind so lebendig wie das Mutterindividuum, und wenn auch manche Protozoen sich während der Teilung einkapseln und ihre Bewegung sowie die Nahrungsaufnahme einstellen, so zeigen andere zu dieser Zeit ebenso lebhafte Lebensäußerungen wie die sich nicht teilenden Individuen.

Hypothese des Alterns der Protozoen.

Man hat nun eine Zeitlang die Weismannsche Anschauung scheinbar mit Erfolg bestritten, weil man glaubte, ihr entgegenhalten zu können, daß zwar nicht die Teilung, wohl aber ein anderer Vorgang den physiologischen Tod der einzelligen Organismen bedeute. Der französische Forscher Maupas gelangte nämlich durch sehr eingehende Untersuchungen an Wimperinfusorien zu dem Schlusse, daß eine jede Protozoenzucht nach einer kürzeren oder längeren Reihe von Generationen in einen sog. Depressionszustand gerate, in welchem alle Individuen rettungslos dem natürlichen Tod verfallen sind, deren Leben nicht durch einen Verjüngungsprozeß aufgefrischt wird. Als ein solcher ist die Konjugation, das ist die Verschmelzung zweier Individuen, zu betrachten. Diese Ausführungen wirkten besonders überzeugend, nachdem Calkins die Ergebnisse von Maupas bestätigt hatte; er konnte nämlich ein Wimperinfusorium, *Paramaecium*, zwar Hunderte von Generationen hindurch ohne Konjugation lebensfrisch erhalten, aber nur dadurch, daß er während der von Zeit zu Zeit eintretenden Depressionszustände seinen Zuchten besondere Nährmittel zuführte, sie also chemisch reizte. Diese Depressionsstadien faßte auch Calkins als Erscheinungen von Altersdegeneration auf, und die chemische Einwirkung sollte den verjüngenden Einfluß der Konjugation ersetzen, ähnlich wie Loeb die entwicklungserregende Wirkung der Samenzelle durch chemische Beeinflussung der Eizelle ersetzen konnte. Als nun später — etwa in der 700. Generation — alle Individuen seiner Zuchten, welchen er keine Möglichkeit zur Konjugation gelassen hatte, im Depressionsstadium zugrunde gingen, schloß Calkins, daß auf die Dauer ein Protozoenstamm den verjüngenden Einfluß der Konjugation nicht entbehren kann. Auf diesen und ähnlichen Ergebnissen sind die früher angeführten theoretischen Vorstellungen von R. Hertwig begründet, und man entwickelte im Anschluß daran mehrfach etwa folgende Hypothese:

Wie bei den Vielzelligen aus dem befruchteten Ei eine große Anzahl von Zellen hervorgeht, welche miteinander in festem Verbande bleiben und den vielzelligen Körper aufbauen, so entstehen auch bei den Einzelligen aus der Zygote, dem Verschmelzungsprodukte zweier Individuen, durch Teilung zahlreiche Zellen, die sich aber stets voneinander trennen. Einem vielzelligen Organismus ist daher gleichsam als ein einziges Individuum der ganze Entwicklungszyklus einer Protozoenart gleichzusetzen, welcher mit den ersten Teilungen der Zygote beginnt und mit der Entstehung von Zellen endet, die notwendig sterben müssen, wenn sie nicht zur Konjugation schreiten. Danach besteht eine völlige Parallele zwischen dem Lebenslauf eines vielzelligen Organismus und einem ganzen Entwicklungszyklus der Einzelligen: Bei beiden tritt zuerst eine Periode lebhafter Zellteilung ein, dann nimmt die Fähigkeit hierzu allmählich ab, was das Kennzeichen des beginnenden Alters ist, und schließlich unterliegen alle Zellen dem physiologischen Tod, welche das Depressionsstadium, in das sie gelangt sind, nicht durch Verschmelzung mit einer anderen überwinden können; dazu sind im vielzelligen Organismus nur die Keimzellen befähigt, im Protozoenzyklus aber alle Individuen der letzten Generation.

Doch heute müssen wir sagen, daß diese anscheinend so überzeugenden Vorstellungen nicht haltbar sind, und daß die Anschauung von der potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen nicht erschüttert ist. Denn den rastlosen Bemühungen einiger Zoologen ist es gelungen, Protozoen eine sehr große Zahl von Generationen hindurch zu züchten, ohne daß Depressionsstadien aufgetreten wären, in welchen nur die Konjugation die Rettung vor dem Tode bedeutete. So konnte Enriques ein anderes Wimperinfusor, *Glaucoma*, unter Ausschluß der Konjugationsmöglichkeit und ohne Anwendung chemischer oder anderer Reizmittel 683 Generationen hindurch erhalten, ohne daß sich eine Altersveränderung des Stammes gezeigt hätte. Den eindrucksvollsten Beweis dafür, daß die Einzelligen nicht einer verjüngenden Einwirkung zu ihrer Erhaltung bedürfen, lieferte Woodruff. Dieser züchtete von einem zufällig gefundenen *Paramaecium aurelia* einen Stamm, der sich vom 1. Mai 1907 bis zum 1. November 1912 durchaus lebensfrisch erhielt. Niemals konnte während dieser Zeit die Vermehrung durch Teilung von einem Konjugationsvorgang unterbrochen werden, da Woodruff von den beiden Nachkommen eines Individuums stets das eine entfernte, und niemals brauchte eine künstliche chemische Reizung des Stammes angewandt werden, sondern die Ernährung der Zucht geschah stets nur durch Zufuhr von gekochten Extrakten aus pflanzlichen Stoffen und den sich darin entwickelnden Bakterien. Nach Ablauf der 5½ Jahre war der Stamm bis zur 3340. Generation gediehen, und die Individuen der letzten Generation waren so lebensfrisch wie das Ausgangstier. Die Zahl von Generationen ist bei diesem Versuch so groß, daß wir anerkennen müssen, daß dieses Wimperinfusor sich so gut wie unbegrenzt lange durch Teilung vermehren kann. Das wird besonders anschaulich, wenn man bedenkt, daß in der letzten Generation aus dem einen Ausgangstier die unaussprechbare Zahl von 2^{3340} Individuen entstanden sein würde, falls es möglich gewesen wäre, alle Nach-

kommen weiter zu züchten, und daß dann das Protoplasma aller Paramäcien dieser letzten Generation zusammengenommen das 10^{1000}fache Volumen der Erde übertreffen würde. Das innere Vermögen, in einer so unendlichen Zahl von Nachkommen ohne Einwirkung verjüngender Kräfte weiterzuleben, hat aber zweifellos in jenem einen Paramäcium, von welchem sich der Stamm ableitet, geschlummert. Es soll nicht bezweifelt werden, daß in Protozoenzuchten von Zeit zu Zeit Depressionsstadien auftreten, in welchen die Individuen zugrunde gehen können, aber es ist nicht bewiesen, daß sie aus inneren, mit den Lebenserscheinungen notwendig verknüpften Ursachen entstehen, und daß sie auf die Dauer nur durch Konjugation überwunden werden können; vielmehr lehren die neueren Untersuchungen, daß sie durch äußere Ursachen bedingt sind und daher bei geeigneten Zuchtbedingungen vermieden werden können. Ein Altern der Protozoengenerationen und einen dadurch herbeigeführten physiologischen Tod des ganzen Stammes gibt es nicht.

Bedeutung der Amphimixis.

Allerdings finden wir bei einer Reihe von Protozoenarten einen sehr gesetzmäßig ablaufenden Lebenszyklus, der stets damit endet, daß Individuen, sog. Gameten, entstehen, welche paarweise zu einer Zygote verschmelzen müssen; ist ihnen das nicht möglich, so gehen sie mit physiologischer Notwendigkeit zugrunde. So ist es z. B. bei den Gregarinen; denn nachdem hier zwei Individuen sich gemeinsam mit einer Hülle umgeben haben, entstehen aus jedem durch fortgesetzte Teilung zahlreiche Gameten, welche nur weiterleben können, wenn sie paarweise sich vereinigen. Ist hier ein Altern, ein physiologischer Tod vorhanden? Keineswegs, denn wir haben kein Recht, diese Gameten für weniger lebenskräftig zu halten als die anderen Individuen im Lebenszyklus, sondern es sind vielmehr bei den Gregarinen wie bei vielen anderen Protozoen nur Einrichtungen vorhanden, welche in bestimmten Zeitabschnitten die Vermischung der erblichen Anlagen zweier Individuen, die sog. Amphimixis, gewährleisten, weil eben dafür gesorgt ist, daß die nicht zur Verschmelzung gelangenden Gameten nicht weiterleben können. Sie sterben dann ebenso, wie alle Individuen zugrunde gehen, die ihre normalen Lebensfunktionen nicht verrichten können. Wir haben durch den amerikanischen Zoologen Jennings ein schönes Beispiel dafür kennen gelernt, daß die Amphimixis keine Einrichtung zur Verhütung des physiologischen Todes ist; denn er fand, daß es verschiedene Rassen von *Paramaecium* gibt, welche sich neben anderen Merkmalen dadurch unterscheiden, daß die einen sehr häufig zur Konjugation schreiten, andere selten und manche selbst innerhalb des verhältnismäßig sehr langen Zeitraumes von zwei bis drei Jahren überhaupt nicht. Wenn also die einen Rassen keinen physiologischen Tod besitzen, weil sie keiner Verjüngung bedürfen, so wird auch bei den anderen die Konjugation nicht die Bedeutung einer Verjüngung der gealterten Individuen besitzen. Überhaupt darf man nicht die Vorstellung für richtig halten, daß alle Organismen zur Konjugation oder zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreiten müssen. Denn es gibt zahlreiche vielzellige Tiere und Pflanzen, welche sich dauernd durch unbefruchtete Eier vermehren, ohne daß ihre Lebensfähigkeit leidet. Ein sehr bekanntes und durch dauernde Kontrolle

sichergestelltes Beispiel hierfür ist die Kolonie eines Muschelkrebschens, *Cypris reptans*, welche Weismann jetzt schon seit etwa 27 Jahren bei rein parthenogenetischer Fortpflanzung züchtet, und in welcher jährlich etwa vier Generationen auftreten. Die Anschauungen, daß die Konjugation bzw. die Befruchtung eine das Leben verjüngende Bedeutung habe, ist nichts anderes als eine falsche Schlußfolgerung aus der Beobachtung, daß ein Konjugations- oder Befruchtungsvorgang sich bei den meisten Tieren und Pflanzen findet und der Entstehung eines neuen Organismus vorangeht. Dieser Vorgang aber ist, wie zuerst Weismann aussprach, nichts anderes als ein Mittel zur Mischung der Erbanlagen zweier Individuen und damit zur Entstehung neuer Rassen. Diese Auffassung ist durch die neuere Erblichkeitsforschung an Vielzelligen wie an Protozoen glänzend bestätigt worden. Die Tatsache, daß manche Arten keine Amphimixis mehr besitzen, ist daher nur so zu verstehen, daß sie auf dieses Mittel zur Erzeugung erblicher Abänderungen verzichtet haben.

Man könnte nun höchstens noch die Ansicht vertreten, daß diejenigen Einzelligen, bei welchen Konjugation vorkommt, dann sterben, wenn sie sich paarweise vereinigen, daß also die Konjugation ihren physiologischen Tod bedeutet. Aber auch hier können wir als Entgegnung fragen: Steht denn bei der Konjugation das Leben der Individuen still? Werden sie zu Leichen? Das ist sicher nicht der Fall, denn manche wenigstens bewegen sich während der Konjugation so lebhaft wie vorher, und da die Teilung eines Protozoons in zwei Tochtertiere, wie früher ausgeführt wurde, nicht seinen Tod bedeutet, so stirbt auch ein Individuum nicht, wenn es mit einem anderen verschmilzt.

So hat also die Auffassung, daß die einzelligen Organismen keinen physiologischen Tod kennen, sich allen Einwänden gegenüber siegreich erwiesen. Und doch kommt in gewissem Sinne ein solcher zwar nicht bei allen, aber doch bei einigen Protozoen vor; es soll das zunächst unberücksichtigt bleiben, da es zweckmäßiger ist, zuerst die Entstehung des natürlichen Todes bei den vielzelligen Organismen kennen zu lernen, zu welchen wir uns daher jetzt wenden.

Die Einführung des physiologischen Todes ins Organismenreich.

Da die Einzelligen potentiell unsterblich sind, die vielzelligen Wesen aber, wie die Erfahrung lehrt, ein naturnotwendig eintretendes Ende besitzen, so müssen wir zu dem Schlusse kommen, daß mit der Entstehung der Vielzelligen auch der physiologische Tod eingeführt wurde. Weismann wiederum war es, der zeigte, daß dieses mit der stammesgeschichtlichen Entwicklung von Kolonien einzelliger Organismen zu vielzelligen Tieren und Pflanzen eingetreten sein muß. Die Stufen dieses Überganges gehören aus leicht verständlichen Gründen einer sehr frühen Epoche der Erdgeschichte an, doch sind uns Stadien einer parallelen Entwicklung in einer Gruppe niederer Algen, den Volvocineen, heute noch erhalten. Es genügt für unsere Betrachtungen, wenn wir nur zwei dieser Formen kennen lernen, welche zwei dieser Übergangsstufen darstellen.

Entstehung des natürlichen Todes bei den Volvocineen.

Die Volvocineen sind frei schwimmende Kolonien von flagellatenähnlichen Algen; jedes einzelne Individuum besitzt einen Kern und einen Plasmaleib,

welcher zwei Geißeln trägt. In dem Zelleib finden sich mancherlei Organe, besonders die grünen Chlorophyllkörper. Alle Individuen einer Kolonie sind miteinander durch eine gemeinsam ausgeschiedene Gallerthülle vereinigt, aus welcher die Geißeln hervorsehen, so daß sie die Bewegung der Kolonie bewirken können. Eine solche Volvocinee ist *Pandorina morum*, welche kleine Kolonien von 16 oder 32 Einzelindividuen bildet, die im Mittelpunkt zusammenstoßen und strahlig zu einer Kugel angeordnet sind. Bei dieser Art kommt allen Einzelindividuen nicht nur die Fähigkeit zur Stärkebildung und anderen Stoffwechseltätigkeiten zu, sondern jedes von ihnen vermag auch eine neue Kolonie zu liefern. Das geschieht in der Weise, daß sich ein jedes fortgesetzt teilt, bis aus ihm 16 oder 32 Individuen entstanden sind, die sich ebenso anordnen wie die Zellen der Mutterkolonie. Es sind dadurch also ebensoviel Tochterkolonien zustande gekommen, als Einzelindividuen in jener vorhanden waren, und alle umgeben sich innerhalb der aufquellenden mütterlichen Gallerte mit einer eigenen Hülle und trennen sich schließlich voneinander. Es gibt noch eine andere Fortpflanzungsweise bei *Pandorina*, welche ebenfalls damit beginnt, daß sich alle Einzelindividuen teilen. Aber deren Nachkommen trennen sich dann voneinander und schwärmen einzeln aus, und wenn dann zwei solcher Gameten sich im Wasser begegnen, so verschmelzen sie zu einer Zygote. Aus dieser entsteht nach einiger Zeit durch Teilung in 16 oder 32 Individuen wieder eine neue Kolonie. Das ist die sog. geschlechtliche Fortpflanzung. Wir sehen also, daß sich alle Einzelindividuen einer *Pandorina*-Kolonie geradeso wie einzellige Organismen verhalten, alle sind vollkommen gleichwertig. Denn jedes kann sich nicht nur ernähren, sondern auch durch Teilung vermehren und unter Umständen Gameten liefern, die paarweise verschmelzen. Daher ist jedes einzelne Individuum einer *Pandorina*-Kolonie ebenso wie eine Amöbe unsterblich; obgleich die Mutterkolonie nach einer gewissen Zeit sich auflöst, gibt es bei *Pandorina* keinen physiologischen Tod.

Eine Kolonie von *Volvox globator* besteht ebenfalls aus einzelnen Individuen, die geradeso gebaut sind wie jene von *Pandorina*; auch die Kolonie im ganzen genommen sieht im Grunde ebenso wie eine *Pandorina*-Kolonie aus, nur ist sie größer, da sie aus etwa 10000 Einzelindividuen zusammengesetzt ist. Die Fortpflanzung geschieht hier ebenfalls auf zweierlei Art. Entweder teilt sich ein Individuum fortgesetzt, bis aus ihm eine Tochterkolonie entstanden ist, welche sich von der Mutterkolonie löst; oder manche Individuen teilen sich und ihre Abkömmlinge stellen kleine Gameten dar, die ausschwärmen, während andere Individuen, ohne sich zu teilen, zu einem großen, unbeweglichen Gameten werden. Dieser wird dann von einem kleinen Gameten befruchtet, und aus der Zygote entsteht durch Teilung eine neue Kolonie. Aber es ist ein grundlegender Unterschied zwischen *Pandorina* und *Volvox* vorhanden. Bei jener sind, wie wir schon sahen, alle Individuen potentiell unsterblich, da sie alle Tochterkolonien bzw. Gameten liefern können. Von den 10000 einzelnen Zellen einer *Volvox*-Kolonie sind dazu aber nur verhältnismäßig wenige, die Fortpflanzungsindividuen, imstande, während alle anderen, welche man die somatischen Indi-

viduen oder in ihrer Gesamtheit das Soma nennt, nur assimilieren und dadurch sich selbst und die ganze Kolonie ernähren können. Die Fortpflanzungsindividuen von *Volvox* sind ebenso potentiell unsterblich wie alle Einzelindividuen einer *Pandorina*-Kolonie, die somatischen Individuen von *Volvox* dagegen sind dem physiologischen Tode verfallen. Denn nachdem die Tochterkolonien oder die Gameten entstanden sind und sich von der Mutterkolonie losgelöst haben, kommen allmählich die Lebenserscheinungen der somatischen Individuen zu einem endgültigen Stillstand, das Soma wird zur Leiche.

Daraus können wir schließen, wann der physiologische Tod eingerichtet wurde: auf der Stufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung, auf welcher die vorher ganz gleichwertigen Individuen einer Kolonie von Einzelligen sich in Fortpflanzungszellen und in solche differenzierten, welche nur noch die Fähigkeit besitzen, die Kolonie zu ernähren. So verstehen wir jetzt auch, was der physiologische Tod der vielzelligen Tiere und Pflanzen bedeutet. Das befruchtete oder parthenogenetische Ei eines Wurmes, eines Krebses oder irgendeines anderen höheren Tieres teilt sich wie eine Zygote oder ein Fortpflanzungsindividuum von *Volvox* in viele Zellen. Die allermeisten von diesen werden zu somatischen Zellen, welche sich nach dem Grundsatz der Arbeitsteilung, der allein die Entstehung einer vollendeteren Organisation gewährleistet, in Muskelzellen, Nervenzellen, Bindegewebszellen und andere histologische Elemente differenzieren. Einige Abkömmlinge des Eies aber werden zu Fortpflanzungs- oder Keimzellen, aus welchen letzten Endes die reifen Gameten, also Eier und Samenzellen entstehen. Diese allein sind potentiell unsterblich, das Soma dagegen stirbt, nachdem die Keimzellen aus ihm ausgetreten sind. Die Keimzellen enthalten das Keimplasma, das ist die stoffliche Grundlage aller erblichen Anlagen, vermöge deren sie wieder ein ebensolches, aus Keimzellen und Soma bestehendes Individuum aufbauen können wie jenes, von welchem sie sich lösten. Das sterbliche Soma ist, bildlich gesprochen, nur eine vergängliche Hülle um das Keimplasma, ein Kleid, das dieses sich anlegt, um im Kampf ums Dasein zu bestehen, das dem natürlichen Verfall anheimgegeben wird, wenn das Keimplasma bei der Bildung der reifen Fortpflanzungszellen herausschlüpft, um sich ein neues Gewand anzulegen. Alle Individuen sind mit ihren Vorfahren und Nachkommen durch das lebende Band des Keimplasmas verknüpft, an welchem sie entstehen, wie die jährlich sich bildenden Sprosse aus den ausdauernden Wurzelstöcken hervorkommen.

Erste Einführung des natürlichen Todes.

Diese Vorstellungen bedürfen aber noch einer weiteren Vertiefung, wir müssen bis zu ihren letzten logischen Folgerungen vordringen. Dann ergibt sich, daß die Keimzellen als solche nicht vollkommen potentiell unsterblich sind, wird doch von vielen Samenzellen beim Eindringen in das Ei ein beträchtlicher Teil ihres Körpers abgeworfen; das, was eigentlich allein unsterblich an ihnen bleibt, ist das Keimplasma. Dann verstehen wir auch, inwiefern bei manchen einzelligen Organismen ebenfalls von einem physiologischen Tode gesprochen werden kann. Bei einer nicht geringen Zahl von Protozoen werden nämlich von Zeit zu Zeit bestimmte Teile des Zelleibes abgestoßen und gehen dadurch zu-

grunde. So wissen wir, daß manche Wimperinfusorien ihre Wimpern zuweilen abwerfen, um alsdann wieder neue zu bilden, daß bei denselben Organismen während der Konjugation ein Teil des Kernapparates, der Großkern, zerfällt, worauf er aus dem bestehen bleibenden Kleinkern neu entsteht, und daß z. B. bei der früher geschilderten Vermehrung der Gregarinen ein großer Teil des Plasmas ungeteilt zurückbleiben und als Restkörper zugrunde gehen kann. Auch bei der bekannten *Noctiluca miliaris* zerfällt der größte Teil des Körpers, wenn die Sporen sich von ihm abgelöst haben. Alle diese absterbenden Teile des Protozoenkörpers bestehen aber zweifellos mindestens zum Teil aus lebender Substanz, so daß wir erkennen, daß auch bei manchen Protozoen ein Teil ihres Körpers die potentielle Unsterblichkeit nicht besitzt. Wie aber das Soma der vielzelligen Organismen zugrunde gehen kann, ohne daß die Art aussterben muß, weil von dem in den Fortpflanzungszellen vorhandenen Keimplasma das Soma aufs neue aufgebaut werden kann, so ist es auch ohne Gefährdung des Artbestandes bei den Protozoen möglich, daß ein Teil ihres Körpers einen physiologischen Tod besitzt, weil auch sie in ihrem Kern ein Keimplasma enthalten, das die verlorenen Teile stets wieder zu regenerieren vermag. So sehen wir, daß in letzter Linie bei Einzelligen wie bei Vielzelligen der physiologische Tod dadurch eingeführt werden konnte, daß in dem Körper des Individuums ein Gegensatz sich bildete zwischen der potentiell unsterblichen Anlagensubstanz, eben dem Keimplasma, und anderen Teilen, die von jenem stets wieder neugebildet werden können. Eine vollkommene potentielle Unsterblichkeit müssen wir daher bei den hypothetischen, niedersten lebenden Wesen voraussetzen, bei welchen der ganze Körper aus gleichartiger lebender Substanz aufgebaut ist. Bei höheren, aus verschiedenartigen Teilen bestehenden Organismen kann ein physiologischer Tod vorhanden sein, aber er muß stets ein partieller bleiben, da er nie das Keimplasma betreffen darf. Er kann sehr verschieden stark in Erscheinung treten. Bei manchen Protozoen, wie etwa den Amöben, mag es überhaupt keine Teile des Individuums geben, die anders als durch den alle lebende Substanz betreffenden Stoffwechsel vergehen. Bei anderen schwinden wohl Organe nach einer gewissen Zeit, aber sie sterben nicht, sondern sie werden dabei nur in undifferenziertes Plasma rückgebildet. Und einige Protozoen zeigen dann einen physiologischen Tod von Teilen ihres Körpers, wenn diese nämlich abgeworfen werden und so als Leichen zugrunde gehen; aber diese absterbenden Teile sind im Gegensatz zu dem fortbestehenden übrigen Körper verhältnismäßig so klein oder erscheinen uns ihren Merkmalen nach so unbedeutend, daß es ungerechtfertigt wäre zu sagen, das Individuum sterbe dabei. Umgekehrt ist bei den vielzelligen Organismen der potentiell unsterbliche Teil, das Keimplasma, der Masse nach unscheinbar gegenüber dem sterblichen Soma, und da an dieses auch alle Merkmale geknüpft sind, woran wir die Individuen erkennen, so ist es nur natürlich, daß wir in dem Tod des Somas den Tod des ganzen Individuums sehen.

Organismen mit unsterblichem Soma.

Man darf diese Ausführungen aber nicht so verstehen, als ob es nicht denkbar wäre, daß das Soma der vielzelligen Tiere und Pflanzen nicht auch unsterb-

lich sein könnte. Wir kennen manche Würmer, welche sich lange Zeit hindurch ungeschlechtlich fortpflanzen, indem ihr Soma sich teilt, wobei dann die Teilstücke stets wieder zu einem ganzen Individuum auswachsen. Es besteht die Möglichkeit, die vielleicht sogar tatsächlich auch verwirklicht ist, daß diese Teilungsfähigkeit ganz unbegrenzt ist, womit also auch das Soma dieser Tiere keinen physiologischen Tod besäße. Auch die Cambiumzellen in der Rinde von tausendjährigen Bäumen besitzen eine wohl unbegrenzte Teilungsfähigkeit. Wir müßten alsdann mit Weismann annehmen, daß das Keimplasma bei solchen Formen allen oder wenigstens sehr vielen Zellen des Körpers zugeteilt wird, und daß diese Zellen, was ihren Kern anlangt, nicht einseitig differenziert sind. Umgekehrt gibt es aber auch einige besondere Fälle, in welchen der physiologische Tod ein vollkommener ist, nämlich z. B. bei den nicht fortpflanzungsfähigen Arbeiterinnen der Honigbiene. Von diesen bleibt nach ihrem Tod nichts übrig, was eine potentielle Unsterblichkeit besitzt, weil sie keine Keimzellen bilden. Ihre Entstehung verdanken sie dem Umstande, daß sie geeignet sind, die fortpflanzungsfähigen Individuen im Kampf ums Dasein durch Brutpflege und ähnliche Verrichtungen zu unterstützen. Den ganzen Bienenstaat können wir einem einzigen Individuum vergleichen, dessen Keimplasma nur in der Königin und in den Drohnen liegt, und dessen Soma nicht bloß von dem Soma dieser beiden Individuensorten, sondern auch von den Arbeiterinnen gebildet wird. Doch hat dieser Vergleich nur beschränkte Gültigkeit, da alle Arbeiterinnen aus frühen Larvenstadien die Fähigkeit besitzen, sich zu einer Königin zu entwickeln.

Ursachen der Sterblichkeit des Somas.

Wir haben nun erkannt, was es bedeutet, wenn der physiologische Tod eines Individuums eintritt, wir können uns eine Vorstellung davon machen, wann er stammesgeschichtlich bei den Organismen entstand, und wir wissen, daß es eine potentiell unsterbliche Substanz, das Keimplasma, gibt, aber wir kennen die Gründe dafür nicht, warum das Soma bei allen oder fast allen Lebewesen sterben muß. Wenn das Keimplasma zu dauerndem Leben befähigt ist, so liegt von vornherein kein Grund dafür vor, daß nicht auch das Soma dazu imstande sein sollte. Es wäre doch denkbar, daß ein Mensch ewig leben könnte, weil in allen seinen Zellen Keimplasma enthalten ist, das sie befähigt, alle erlittenen Schädigungen wieder auszugleichen, so wie ein einzelliger Organismus dazu imstande ist, und daß stets in ihm einige Keimzellen zurückbleiben, die sich weiter teilen, so daß er auch dauernd fortpflanzungsfähig ist.

Weismann neigte ursprünglich der Ansicht zu, daß die Einführung des natürlichen Somatodes für die Art zweckmäßig war, weil die alten, durch ihre Umgebung verstümmelten und abgenützten Individuen den neu entstandenen, noch ungeschädigten nun den Kampf um die Erhaltung der Art nicht mehr erschwerten; er hielt es also für denkbar, daß die Einführung des physiologischen Todes unmittelbar auf das Walten der natürlichen Zuchtwahl zurückzuführen sei. Weismann hat aber auch gleichzeitig eine andere Hypothese ausgesprochen, die er dann später als die allein berechtigte erkannte. Es scheint nämlich, daß die einseitige Differenzierung der Somazellen, bei den Metazoen z. B. in Muskel-, Drüsen-, Nerven-, Sinneszellen usw., nur möglich ist, wenn

sie die Fähigkeit zur unbegrenzten Vermehrung und zu dauernder Ausgleichung der funktionell entstandenen Schädigungen einbüßen, wenn sie also ihre potentielle Unsterblichkeit verlieren. Ihre Funktion muß sie daher nach einer bestimmten Zeit mit Notwendigkeit aufreiben, ein Schluß, zu welchem wir auch schon oben gelangt waren. Mit der stammesgeschichtlichen Entstehung von Organismen, deren Soma nur aus einseitig differenzierten Zellen aufgebaut ist, trat auch der natürliche Tod im Tier- und Pflanzenreich auf. Minot hat dem gleichen Gedanken beredten Ausdruck verliehen: Die Vorzüge der höheren Organismen beruhen auf der Differenzierung ihrer Somazellen; ihr verdanken auch wir Menschen das, was wir sind und was uns das Leben lebenswert macht. Der Preis, den wir dafür zahlen müssen, ist der Tod; aber der Preis ist nicht zu hoch, denn keiner von uns möchte in den Zustand der niedersten Organismen zurückverwandelt sein, um die potentielle Unsterblichkeit zu erlangen.

Da nun alle Erfahrungen lehren, daß die Natur mit allen Einrichtungen im Bau der Organismen, teleologisch ausgedrückt, nur bezweckt, daß die Art im Kampf ums Dasein sich erhält, so genügte es offenbar, Individuen mit zwar sehr leistungsfähigem, aber vergänglichem Soma zu schaffen, da die Arterhaltung durch die Kontinuität des Keimplasmas, das heißt durch die Fortpflanzung gesichert ist. Da wir allenthalben feststellen können, daß nur solche Eigenschaften der Organismen auf die Dauer bestehen bleiben, welche für die Arterhaltung wertvoll sind, so bildet der Verlust der potentiellen Unsterblichkeit, welchen das Soma erlitten hat, nur eine weitere Bestätigung dieser allgemeinen Erfahrung. Es konnte schon deshalb für die Art keinen Vorteil bieten, Individuen mit unbegrenzter Lebensdauer des Somas zu bilden, weil alle Individuen, deren Soma sich nicht selbst durch Teilung fortpflanzen kann, aus äußeren Gründen früher oder später ihr Leben verlieren müssen.

Wenn diese vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus angestellten Überlegungen richtig sind, so müssen wir erwarten, daß bei allen Arten das Soma so lange leben kann, bis das Individuum eine zur Arterhaltung ausreichende Zahl von Nachkommen hervorgebracht hat. Das wird bei verschiedenen Arten eine verschiedene Zeit erfordern, die davon bestimmt wird, ob alle Nachkommen auf einmal erzeugt werden oder in Abständen, ob sie während ihres Jugendstadiums eines Schutzes durch die Eltern bedürfen oder nicht, ob sie sehr vielen Gefahren ausgesetzt sind und daher in großer Zahl vernichtet werden oder nicht, und noch von vielen anderen Bedingungen. Daß es sich wirklich so verhält, daß also die Lebensdauer eine Anpassung an die Daseinsbedingungen ist, hat Weismann schon vor drei Jahrzehnten in seinem Vortrage über die Dauer des Lebens nachgewiesen; wir wollen seine Ausführungen, welche seither nur bestätigt wurden, im folgenden Abschnitt kennen lernen.

Die Lebensdauer.

Feststellung der Lebensdauer.

Es ist gar nicht immer so leicht, die natürliche Lebensdauer der Organismen, also die Zeit, nach welcher ihr physiologischer Tod eintritt, zu bestimmen, denn mancherlei Hindernisse sind dabei zu überwinden. Zuweilen allerdings ist

uns diese Aufgabe leicht gemacht; denn z. B. bei den Mollusken läßt sich das Alter häufig ohne weiteres aus den Jahresabsätzen des Schalenwachstums erkennen, so wie das bei den Bäumen durch die auf dem Querschnitt ihres Stammes zählbaren Jahresringe möglich ist. Handelt es sich um Arten, deren Leben nur wenige Jahre oder kürzer währt, so ist es leicht möglich, durch Zucht zu einem Ergebnis zu kommen. Schwieriger wird es aber schon bei Arten, welche sich in der Gefangenschaft nicht halten. Da hat man denn bei Fischen das Verfahren eingeschlagen, eingefangene Individuen mit einer Marke zu versehen und sie dann wieder freizulassen. Indem man es nun dem Zufall überläßt, daß ein solches gezeichnetes Individuum wieder in das Netz des Fischers gerät, und durch Aussetzung einer Belohnung die Aussicht erhöht, daß es dem Biologen alsdann auch wieder zugesandt wird, hofft man brauchbare Angaben über das Alter der Fische zu erlangen. In anderen Fällen ist man auf zufällig zusammentreffende günstige Momente angewiesen, von denen einige im folgenden erwähnt werden. Die größten Hindernisse bestehen aber bei solchen Arten, welche, wie manche Wale, jahrhundertelang leben können und sich zudem nicht in der Gefangenschaft halten lassen; dann müssen sich schon planmäßige Bemühungen vieler Menschengenerationen vereinen, um das gewünschte Ergebnis zu erzielen. In solchen Fällen wird es aber, wie die Umstände nun einmal liegen, bestenfalls zu erreichen sein, die Lebensdauer von einem oder von wenigen Individuen festzustellen. Daraus ist aber noch kein allgemeines Ergebnis zu gewinnen, denn die natürliche Lebensdauer schwankt bei einer Art recht beträchtlich, wie der Mensch selbst zeigt, dessen physiologischer Tod schon nach 70 bis 80 Jahren eintreten kann, der aber, wie verbürgte Fälle beweisen, auch 120 und mehr Jahre zu leben vermag; neuere Erfahrungen haben es auch wahrscheinlich gemacht, daß beim Menschen die Fähigkeit zu einer kürzeren oder längeren Lebensdauer vererbt wird. Außerdem wissen wir dann nicht, ob solche Individuen, deren Lebensdauer festgestellt werden konnte, nicht durch irgendwelche Krankheiten oder sonstige Schädlichkeiten, die namentlich im Zustande der Gefangenschaft zuweilen eintreten dürften, in ihrer Lebensfähigkeit beeinträchtigt sind. Die Schwierigkeit der Feststellung der natürlichen Lebensdauer erhöht sich aber noch durch den Umstand, daß die Zeit, nach welcher der physiologische Tod eines Individuums eintritt, nicht nur von den im Organismus liegenden, ererbten Ursachen bestimmt wird, sondern auch von äußeren Bedingungen abhängig ist. Unter diesen spielt die Temperatur eine besonders große Rolle. Bei niederer Temperatur verläuft die Entwicklung z. B. eines Insektes viel langsamer als bei höherer, und daher ist die Lebensdauer im ersteren Falle oft eine bedeutend längere. Vielleicht beruht es ausschließlich auf diesem Umstande, wenn der Maikäfer in Mitteldeutschland 4 Jahre, in Süddeutschland 3 Jahre, in Ostpreußen 5 Jahre lebt. Wir können daher eigentlich nur von einer natürlichen Lebensdauer unter dieser oder jener ganz bestimmten Konstellation äußerer Bedingungen sprechen. Doch ist bei den bisherigen Feststellungen der Lebensdauer auf diesen Umstand nur in den seltensten Fällen Rücksicht genommen worden.

Von der natürlichen Lebensdauer ist scharf die mittlere Lebensdauer der Individuen einer Art zu unterscheiden. Diese wird außer von der natürlichen Lebensdauer noch durch die Gefahren, denen die Individuen ausgesetzt sind, und durch die schädigenden Einwirkungen, die sie während ihres Lebens treffen, bestimmt. Sie ist selbstverständlich immer erheblich kürzer als die natürliche und eigentlich nur für den Menschen genauer bekannt. Hier interessiert sie aber den Biologen in viel geringerem Grade als etwa die für das Versicherungswesen arbeitende Statistik, und wir werden im folgenden uns auch ausschließlich mit der natürlichen Lebensdauer zu befassen haben.

Es wird sich im Laufe der folgenden Erörterungen auch das Problem ergeben, ob die natürliche Lebensdauer sich allmählich ändern kann; wenn wir diese Frage hinsichtlich gewisser Tiere glauben bejahen zu dürfen, so berechtigen uns dazu nicht etwa unmittelbare Beobachtungen, sondern nur Schlüsse aus dem Vergleich mit sehr nah verwandten Tierarten, deren Lebensdauer eine sehr wesentlich andere ist. Die natürliche Lebensdauer des Menschen hat sich wohl in historischer Zeit wenigstens nicht geändert; denn das Wort aus den Psalmen Davids: „Unser Leben währet 70 Jahre, und wenn es hochkommt, 80 Jahre" gilt auch nach drei Jahrtausenden heute noch, da es einzelne länger lebende Menschen wie heute auch damals gab. Daß sich aber die mittlere Lebensdauer des Menschen in historischer Zeit änderte, und zwar heute in den Kulturländern erhöht, beruht selbstverständlich auf den Fortschritten der Hygiene, besonders auf der Herabsetzung der Sterblichkeit im Kindesalter; die Erörterung dieser Frage aber gehört nicht in den Rahmen dieses Aufsatzes.

Lebensdauer der Pflanzen.

Die Lebensdauer der Pflanzen ist in den meisten Fällen ganz anders zu beurteilen als die der vielzelligen Tiere, und es soll aus diesem Grunde über sie nur kurz gesprochen werden. Viele Pflanzen sterben dann, wenn sie Samen hervorgebracht haben, eines natürlichen Todes, der durch sehr charakteristische Altersveränderungen eingeleitet wird. Das geschieht bei manchen schon nach einem Jahr, während andere erst nach zwei Jahren absterben, und die Agave bildet sogar erst nach 10—40 Jahren ihren mächtigen Fruchtstand, um damit ihr physiologisches Ende zu finden. Sehr viele Pflanzen gehen aber nach der Erzeugung von Samen nicht zugrunde, sondern sie bilden neben dem Fruchtstande neue Vegetationspunkte und aus diesen neue Sprosse, an welchen wiederum Samen zur Anlage kommen. Solche Pflanzen besitzen eigentlich die Fähigkeit zu unbegrenztem Leben, aber sie sind nicht einem vielzelligen Tier zu vergleichen, sondern sie stellen Cormen dar, an welchen durch Knospung dauernd neue Individuen, die Sprosse entstehen. Ein einzelner solcher Sproß hat aber nur eine beschränkte Lebensdauer, nach dieser stellt er nur den Träger der an ihm entstandenen weiteren Sprosse dar. So ist es verständlich, daß die *Sequoia gigantea* Kaliforniens, die Adansonien Afrikas oder unsere Linde, wie jene bei Neustadt in Württemberg, ein Jahrtausend oder mehr überdauern können, wenn sie nicht durch äußere Einwirkungen vernichtet werden. Selbst die so unscheinbaren Moose besitzen zum Teil ein jahrhunderte-

langes Leben, da sie an ihrer Spitze stets fortwachsen, während die tieferen Teile in dem Moor absterben.

Wenden wir uns eingehender zu den Tieren. Man hat sich verschiedene Vorstellungen von den Ursachen gebildet, welche ihre Lebensdauer regeln. Sehr einleuchtend und bis zu einem gewissen Grade auch richtig ist die Ansicht, daß große Tiere länger leben als kleine. Denn es ist klar, daß eine längere Zeit darüber verstreichen muß, bis der Körper eines Elefanten oder eines der riesigen Meeressäuger aufgebaut ist, als bis die kleine Maus oder ein Insekt ausgewachsen ist. Aber die Größe hat doch nur eine untergeordnete Bedeutung für die Bestimmung der Lebensdauer, wie schon daraus hervorgeht, daß ein Kanarienvogel, der 20 Jahre leben kann, älter wird als der ungleich größere Fuchs, und eine Reihe ganz ähnlicher Beispiele kann man den folgenden Ausführungen entnehmen. Ja, nicht einmal die Organisationshöhe, die sich in der Komplikation des gröberen und feineren Körperbaues und den psychischen Fähigkeiten ausspricht, hat einen erkennbaren Einfluß auf die Lebensdauer. Um das zu zeigen, wollen wir einen kurzen Blick auf das Alter werfen, welches die Tiere verschiedener Klassen des zoologischen Systems erreichen, wodurch zugleich bei den späteren Ausführungen auf bestimmte Beispiele verwiesen werden kann.

Wirbellose Tiere.

Von den einzelligen Tieren sehen wir ganz ab, da es bei ihnen, wie wir schon festgestellt haben, keinen physiologischen Tod des Individuums gibt. Über die Lebensdauer der niedersten vielzelligen Tiere, der Schwämme, Polypen, Medusen und anderer ist wenig bekannt, auch bilden gerade viele von diesen Cormen, deren Lebensdauer nicht mit der von Personen verglichen werden kann. Aber es ist bemerkenswert, daß einige Cölenteraten sehr lange leben. Im Jahre 1906 befand sich ein Individuum der gemeinen Seerose, *Actinia equina*, in den Aquarien der zoologischen Station zu Neapel schon 15 Jahre in Gefangenschaft, solche von *Heliactis bellis* schon 20 Jahre, und ein *Cerianthus membranaceus* lebt dort seit 1882. Eine *Actinia mesembryanthemum* wurde sogar mindestens 67 Jahre alt, so daß dieses Individuum beinahe die Lebensdauer des Menschen erreichte. Auch bei manchen Würmern kommt ein höheres Alter vor, als man früher vermutete, denn der Regenwurm kann sicher 10 Jahre alt werden; wenigstens hielt Korschelt solche, die zudem aus zwei oder drei, verschiedenen Individuen entstammenden Teilstücken künstlich zusammengesetzt waren, 5—10 Jahre in der Gefangenschaft. Auch der medizinische Blutegel lebt zweifellos 7—9 Jahre lang, er soll, wie wenigstens aus dem Gewicht einzelner Exemplare geschätzt wurde, sogar eine Lebensdauer von etwa 25 Jahren erreichen können. Das Gesagte ist aber nicht so zu verstehen, als ob alle diese niederen Tiere so alt werden, es darf vielmehr als sicher gelten, daß das Leben der meisten nach wenigen Jahren, oder sogar schon nach Monaten, Wochen oder Tagen sein natürliches Ende findet. Ein Rädertier z. B., *Hydatina senta*, soll bei einer Temperatur von 18°C nur 13 Tage lang leben. Steigen wir in der Tierreihe höher hinauf, so finden wir neben den kleinen Krebschen unserer Seen und Tümpel, welche oft schon nach wenigen Wochen sterben, auch Formen mit recht beträchtlicher Lebensdauer; denn der Flußkrebs wird gegen

20 Jahre alt, und der Hummer lebt gewiß noch länger. Bei den Insekten ist die Lebensdauer vieler Arten genau bekannt, und zwar ist sie trotz der Einheitlichkeit des Baues in dieser Tierklasse sehr verschieden; es soll aber darauf in einem anderen Zusammenhange eingegangen werden. Unter den Mollusken erweisen sich die meisten kleineren Arten als ziemlich kurzlebig; so ist die Weinbergschnecke vierjährig, die meisten im Wasser lebenden Lungenschnecken sind zwei- bis dreijährig und manche andere gar nur einjährig. Es ist verständlich, daß im Gegensatz zu diesen die Riesenmuschel, *Tridacna*, eine Lebensdauer von 60 bis 100 Jahren erreicht, aber wie sollen wir es verstehen, daß die ungleich viel kleinere Flußperlmuschel ebenso alt werden kann? Leider wissen wir nichts Genaueres über die Lebensdauer der Tintenfische, wenigstens über die der sehr großen Formen unter ihnen; man wird nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß diese mindestens hundert Jahre überdauern können. Von den Manteltieren, deren Bau zwar einfach ist, aber sich doch dem der Wirbeltiere annähert, wird wiederum nur eine kurze Lebenszeit angegeben; so soll die weiße Seescheide, *Ciona intestinalis*, schon nach fünf Monaten ohne erkennbare äußere Ursachen in den Aquarien absterben, obwohl sie sich darin sonst sehr gut hält und sogar fortpflanzt.

Wirbeltiere.

Recht eigentümlich ist die Lebensdauer bei den Wirbeltieren verteilt. Zu den Formen, welchen die Natur die längste Lebenszeit geschenkt hat, gehören Vertreter ganz verschiedener Klassen. Die langlebigsten Arten der Säugetiere finden sich wohl unter den Walen, von welchen man, wie erwähnt, annimmt, daß sie mehrere Jahrhunderte alt werden können, und auch der Elefant lebt 150 bis 200 Jahre. In nicht sehr großem Abstande folgt alsdann der Mensch; denn eine Lebensdauer von anderthalb Jahrhunderten scheint bei ihm nicht vollkommen ausgeschlossen zu sein, da über einen solchen Fall ein ziemlich glaubhafter Bericht vorliegt. Ein Alter von 110—120 Jahren haben Menschen mehrfach erreicht. Aber eine so lange natürliche Lebenszeit ist nicht allen Säugetieren zuteil geworden, die meisten von ihnen besitzen sogar eine auffallend kurze. Über die Lebensdauer der dem Menschen am nächsten stehenden Tiere, der anthropoiden Affen, ist nichts Sicheres bekannt. Das Pferd, welches doch immerhin zu den größten unter den Tieren gehört, lebt ebenso wie der Bär bestenfalls nur 40—50 Jahre, der Löwe etwa 35, das Rind und der Hund 25—30; auch die Katze kann über 20 Jahre alt werden. Dagegen lebt der Hase nur zehn Jahre, das Meerschweinchen sieben, das Eichhörnchen und die Maus schließlich nur fünf bis sechs. Bis zu einem gewissen Grade scheint also die schon angeführte Regel zuzutreffen, daß größere Tiere eine längere Lebensdauer als kleine besitzen, aber ihre Ungültigkeit erweist sich, wenn wir den Blick auf andere Wirbeltiere richten. Denn fast alle Säugetiere werden von dem bekanntlich nicht sehr großen Karpfen übertroffen, der 150 Jahre alt werden soll, und von einem Hecht wird sogar das Alter von 267 Jahren angegeben. Unter den Knochenfischen findet sich aber auch die Art, welche die kürzeste Lebensdauer von allen in dieser Hinsicht bekannten Wirbeltieren besitzt: *Latrunculus pellucidus*, ein Verwandter unserer Grundel, soll nämlich nur ein Jahr lang

leben. Länger als die Mehrzahl der Säugetiere leben auch die großen Schildkröten, denn eine der riesigsten, *Testudo Daudinii*, wurde über 150 Jahre hindurch in der Gefangenschaft gehalten, und die Ansicht, daß dieses Exemplar drei Jahrhunderte alt wurde, ist durchaus nicht unglaubwürdig. Wenn schon dieses Reptil, das an Größe doch weit hinter vielen Säugern zurückbleibt, ein so hohes Alter erreicht, wie lange mögen dann wohl die großen Saurier der Trias- und Jurazeit, besonders die gewaltigen Dinosaurier gelebt haben? Die Amphibien scheinen nicht so alt werden zu können, doch wissen wir eben nur die Lebensdauer von kleinen Arten; immerhin kommt die Kröte darin etwa dem Pferde gleich, während der Alpenmolch und der Feuersalamander den Hasen übertreffen. Ganz auffallend ist die Tatsache, daß alle Vögel langlebig sind. Man hat oft die Erfahrung gemacht, daß der Papagei in der Gefangenschaft 100 und mehr Jahre am Leben bleibt, und Ähnliches wird auch von dem Raben berichtet. In Wien, wo man nach einer alten Sitte des Herrscherhauses große Raubvögel lange zu halten pflegte, starb 1719 ein Steinadler, welcher 104 Jahre vorher gefangen worden war, und ein weißköpfiger Geier, welchen man 1706 erbeutet hatte, lebte in Schönbrunn sogar bis 1824. Obwohl das sehr große Vertreter ihrer Klasse sind, erreichen sie doch nicht das Gewicht der mittelgroßen Säugetiere, denn ein Steinadler wiegt nur etwa zehn bis zwölf Pfund. Aber auch der viel kleinere Kuckuck lebt lange; denn einer, welchen man an seinem fehlerhaften Ruf erkannte, wurde 33 Jahre hindurch an demselben Orte gehört, und selbst die kleinsten unter unseren Singvögeln haben eine Lebensdauer von mehr als 10 Jahren; die Amsel wird sogar 18 Jahre, die Lerche 24 Jahre alt.

Ursachen der Verschiedenheit der Lebensdauer.

Es ist also weder die Größe noch die Organisationshöhe, welche die Lebensdauer der Tiere regelt, ja, wir müssen eigentlich feststellen, daß sie überhaupt nicht erkennbar in der Organisation begründet ist. Denn man wird nicht bezweifeln können, daß bei der Honigbiene alle drei Individuenkasten im wesentlichen gleich gebaut sind, natürlich von den Geschlechtsunterschieden abgesehen, und doch stirbt eine Arbeiterin spätestens etwa nach sechs Monaten, eine Drohne noch früher, während eine Königin ihr Leben drei bis fünf Jahre lang fristen kann. Noch auffallender ist dieser Unterschied bei den Ameisen, wo die Männchen kurz nach der Paarung sterben, die Königin aber bis 15 Jahre lang leben kann. Nun könnte man vermuten, daß die kürzere Lebensdauer der Männchen bei den Insekten durch ihr Geschlecht bestimmt ist; aber dem widerspricht die Tatsache, daß bei den ebenfalls staatenbildenden Termiten auch die Männchen mehrere Jahre am Leben und zeugungsfähig bleiben. Es stellt auch nicht die größere oder geringere Schnelligkeit, mit welcher die Stoffwechselvorgänge ablaufen, eine Eigenschaft dar, von welcher die natürliche Lebensdauer geregelt wird. Es liegt zwar sehr nahe, anzunehmen, daß Tiere mit raschen Lebensäußerungen ihre Organe früher abnutzen und daher früher sterben als trägere Arten, wobei man auf die uns schon bekannte Erscheinung hinweisen könnte, daß ein zeitweiliger, nahezu vollständiger Stillstand des Stoffwechsels das Leben um ein Vielfaches verlängern kann. Aber welche Tiere sind flinker

als die kleinen unter den durch ihre hohe Eigenwärme ausgezeichneten Vögeln? Und doch besitzen gerade diese ein viel längeres Leben als trägere Tiere.

Alle diese Annahmen lassen uns also bei der Erklärung der Lebensdauer im Stich, und daher müssen wir wieder zu der teleologischen Betrachtungsweise zurückkehren. Es läßt sich in vielen Fällen nachweisen, daß bei jeder Art die Individuen gerade so lange leben, daß sie die Art erhalten können, indem sie sich fortpflanzen und zuweilen ihre Nachkommen noch ernähren und behüten, bis sie sich selbst weiterhelfen können. Daher kann die Festsetzung der Lebensdauer ebenso wie jede Anpassung in Bau und Funktion der Organismen durch die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl erklärt werden. Damit gewinnen wir aber bekanntlich eine mechanistische Erklärung, welche wir etwa in folgender Weise formulieren können: Bei jeder Art kommen durchschnittlich nur diejenigen Individuen zur Erzeugung fortpflanzungsfähiger Nachkommen, welchen die Organisation ihrer Zellen und Gewebe die hierzu nötige Lebensdauer gewährleistet; alle diejenigen, welche aus inneren, d. h. erblichen Gründen nach kürzerer Frist sterben müssen, bekommen in der Regel keine fortpflanzungsfähigen Nachkommen. So kann also eine längere Lebensdauer im Kampf ums Dasein gezüchtet werden. Das Zustandekommen einer Verkürzung der natürlichen Lebensdauer, welche in manchen Fällen zweifellos eingetreten ist, erklärt sich dadurch, daß eine längere Lebenszeit als die für die Arterhaltung notwendige eine nutzlose Eigenschaft ist, die wie eine jede solche keinen dauernden Bestand hat.

Weismann hat von diesem Gesichtspunkte aus besonders die merkwürdige Verschiedenheit der Lebensdauer bei Vögeln und Säugetieren beleuchtet. Da die Vögel während ihres Fluges nicht zu sehr belastet sein dürfen, können sie natürlich nur wenige ihrer großen Eier zu gleicher Zeit hervorbringen. Die Hühnervögel allerdings legen jedesmal eine ganze Anzahl, aber die Raubvögel oder Tauben bilden in jeder Brutperiode nur zwei Eier aus; andere, wie die Taucher oder Sturmvögel, legen sogar nur eines und brüten zudem nur einmal im Jahr. Nun kann man nicht bezweifeln, daß die abgelegten Eier und die hilflosen eben ausgeschlüpften Jungen den Nachstellungen seitens eines ganzen Heeres von Feinden — Mardern, Katzen, Eulen, Bussarden und vielen anderen — ausgesetzt sind, vor welchen sie, einmal entdeckt, von ihren Eltern kaum behütet werden können. Bei den Hühnervögeln ist diese Gefahr wohl noch größer als gewöhnlich, denn die Eier derselben werden viel weniger geschützt abgelegt. Selbst das Ei oder das Junge der großen Raubvögel, das durch die Lage des Nestes und vor allem durch die Stärke seiner Eltern fast vor allen lebenden Feinden geschützt ist, wird oft der Vernichtung anheimfallen, wenn später Schneefall oder Frost im Gebirge eintritt. Bei allen Vögeln in gleicher Weise drohen den Jungen, die schon ausgeflogen sind, tausenderlei Gefahren, und welcher Fülle von solchen diejenigen Arten ausgesetzt sind, welche alljährlich die große Reise in ferne Länder und zurück unternehmen, braucht nicht ausgeführt zu werden. Aus der geringen Fruchtbarkeit der Vögel, aus den zahlreichen besonders ihre Eier und Jungen bedrohenden Gefahren folgt aber mit Notwendigkeit, daß nur diejenigen Individuen zur Erhaltung ihrer Art

beitragen können, welche so lange zu leben vermögen, daß sie trotz ihrer geringen Fruchtbarkeit mehr Nachkommen produzieren, als durchschnittlich den Gefahren zum Opfer fallen. Ein Beispiel soll zeigen, wie groß die sog. Vernichtungsziffer bei den Vögeln ist, und wie sie eben nur durch ein hohes Lebensalter wettgemacht werden kann. Nehmen wir an, daß ein Storch 60 Jahre lebt, was sicher nicht zu hoch gegriffen ist, und daß er mit 10 Jahren geschlechtsreif wird. Wenn jedes Paar jährlich vier Junge hervorbringt, so ist die Zahl aller Nachkommen eines Paares 200. Da man nicht bezweifeln kann, daß die Zahl der Störche im großen und ganzen weder zu- noch abnimmt, so müssen von diesen 200 Nachkommen jedes Paares durchschnittlich 198 zugrunde gehen. Wenn der Storch bloß 35 Jahre alt würde, also ein Pärchen im ganzen nur 100 Nachkommen hätte, wenn aber die Gefahren in gleicher Größe und Zahl weiterbestünden, dann wäre die Aussicht um die Hälfte vermindert, daß durchschnittlich zwei Nachkommen jedes Paares erhalten bleiben und an die Stelle ihrer Eltern treten. So ist es verständlich, warum der Storch und die Vögel überhaupt ein hohes Lebensalter erreichen müssen. Warum genügt aber den meisten Säugetieren eine viel kürzere Lebensdauer zur Erhaltung der Art? Wir wollen nicht die Frage zu beantworten suchen, ob bei ihnen die Vernichtungsziffer eine kleinere ist, obwohl das deshalb einigermaßen wahrscheinlich ist, weil die Nachkommen die erste Zeit ihres Lebens im Mutterleibe gegen Gefahren sehr gut geschützt sind. Jedenfalls aber kann bei den kleineren Säugern die Fruchtbarkeit eine höhere als bei den Vögeln sein, da durch eine größere Zahl von Jungen im Uterus die Bewegung der Mutter auf der Erde und auf den Bäumen nicht übermäßig behindert ist, und tatsächlich sind diese Säuger auch fruchtbarer als die Vögel, wie das Kaninchen, die Maus oder das Schwein zeigt. Daher wird schon früher eine die Vernichtungsziffer übertreffende Zahl von Nachkommen hervorgebracht, so daß die Lebensdauer eine kürzere sein kann. Es stimmt vortrefflich zu diesen Anschauungen, daß die sehr langlebigen Säuger verhältnismäßig unfruchtbar sind; denn bei den Walen wird nur je ein Junges geboren, und ebenso ist es bei dem Elefanten, bei welchem das Junge zudem 22 Monate im Mutterleib getragen wird, so daß also ein Weibchen erst etwa alle zwei Jahre ein Junges gebärt.

Noch einleuchtendere Beispiele für die Abhängigkeit der Lebensdauer von den Daseinsbedingungen finden sich bei den Insekten. Diese machen bekanntlich zuerst ein Larvenstadium durch, um sich alsdann — gewisse unter Einschaltung einer Puppenperiode — in das vollendete Insekt, Imago, umzuwandeln. Das Larvenstadium entspricht im allgemeinen der früher charakterisierten Phase des Wachstums, und man kann nun deutlich erkennen, daß es um so kürzer ist, je nahrhaftere Stoffe das Individuum aufnehmen kann, und je weniger Kraftaufwendungen es zur Erreichung der Nahrung machen muß. Die Larven der Bienen, welchen von den Arbeiterinnen Honig und Pollen unmittelbar vor ihrem Munde aufgespeichert wird, entwickeln sich ebenso wie die Fliegenmaden, welche etwa an faulendes Fleisch abgelegt werden, innerhalb weniger Tage zur Puppe. Schmetterlingsraupen, welche sich von Blättern ernähren, müssen länger fres-

sen, bis sie ihr Wachstum beendet haben, und leben daher als solche etwa sechs Wochen oder eine ähnliche Zeit. Bei manchen Insekten hat sich das Larvenstadium in Anpassung an ihre Nahrung noch mehr verlängert, so beim Maikäfer auf drei bis vier Jahre und bei einer nordamerikanischen Zikade gar auf 17 Jahre. Eine lange Wachstumsphase besitzen auch alle Insekten, die als Larve im Holze bohren und sich davon ernähren, oder welche sich räuberisch mit großer Kraftaufwendung die Beute erobern müssen. Aber das ist nur eine Gruppe von Bedingungen, welche die Lebensdauer der Insekten regeln. Viel auffallendere Unterschiede als in der Dauer der Larvenperiode zeigen sich in der Länge des Imagolebens. Manche besitzen, wenn sie ihre Verwandlung durchgemacht haben, schon ganz ausgebildete Keimzellen; sie können daher gleich zur Fortpflanzung schreiten und brauchen sich nicht weiter zu ernähren, so daß es verständlich ist, warum manche Spinner im Imagostadium ganz rückgebildete Mundwerkzeuge besitzen. So ist es bei dem Nagelfleck, *Aglia tau*, dessen Weibchen nur wenige Tage, die Männchen, weil sie Zeit haben müssen, erstere aufzusuchen, ein wenig länger leben. Noch rascher ist das Leben nach der Verwandlung bei manchen Sackträgern oder Psychiden, ebenfalls Spinnern, zu Ende; denn die parthenogenetischen Weibchen schlüpfen bei diesen nicht einmal aus der Puppenhaut heraus, sondern legen ihre Eier in dieser ab, um dann sofort zu sterben. Diejenigen Insekten, deren Keimzellen nach der Puppenperiode noch nicht reif sind, müssen sich noch weiterhin ernähren; daher leben z. B. manche Käfer im verwandelten Zustande jahrelang. Ein weiteres Moment, von welchem die Dauer des Imagostadiums abhängt, ist die Art und Weise der Eiablage. Eine Eintagsfliege erhebt sich gegen Abend als vollendetes Insekt, paart sich, läßt alle Eier auf einmal ins Wasser fallen, und der kommende Morgen sieht das Tier schon als Leiche auf dem Wasser schwimmen. Ein ganz anderes Schicksal haben z. B. die einzellebenden Bienen oder die Mordwespen; bei ihnen müssen die Weibchen die Eier einzeln in kunstvolle Bauten ablegen und jedes nach der Ablage sofort mit Nahrung versorgen, so daß sie als Imago über einen Monat leben. Die Lebensdauer der beiden Geschlechter wird verschieden sein können, wenn es sich mit ihrer Funktion verträgt. Bei den Termiten paart sich ein und dasselbe Männchen mehrere Male, daher lebt es auch wie die Königin längere Zeit; aber bei der Paarung der Honigbienen und Ameisen wird der ganze Samenvorrat eines Männchens auf einmal in den Samenbehälter des Weibchens gebracht, daher ist ein weiteres Leben des Männchens nutzlos, und tatsächlich stirbt es hier auch sofort nach der Paarung. Eine der wichtigsten Bedingungen, welche die Lebensdauer bestimmt, ist in der Brutpflege gegeben. Es ist bekannt, daß eine Maulwurfsgrille nicht stirbt, wenn sie ihre Eier abgelegt hat, sondern noch einige Wochen am Leben bleibt, um die Eier zu behüten. Wenn ihr das nicht möglich wäre, dann würden die Eier mit großer Wahrscheinlichkeit einem Feind zum Opfer fallen, so daß zu erkennen ist, daß bei der weiblichen Maulwurfsgrille auch die Verlängerung des Lebens über die Zeit der Eiablage hinaus eine notwendige Vorbedingung für die Erhaltung der Art ist.

Die Zahl der Beispiele, die man noch anführen könnte, ist gar nicht abseh-

bar, aber die schon besprochenen sind auch vollständig ausreichend. Denn sie zeigen, daß bei jeder Art die Lebensdauer, sogar die Dauer der einzelnen Phasen im Lebenslauf eines Individuums, so geregelt ist, wie es uns notwendig für die Erhaltung der Art erscheint. Das war aber die Voraussetzung für die Erklärung der Lebensdauer mit dem Prinzip der Selektion. Wenn die Daseinsbedingungen einer Art sich so ändern, daß eine Verlängerung der Lebenszeit nötig oder eine Verkürzung derselben möglich ist, dann muß diese sich auch ändern. Wir kennen Fälle, in denen nicht zu bezweifeln ist, daß eine Änderung der Lebensdauer eintrat. Bei den oben erwähnten Sackspinnern, bei den Eintagsfliegen hat sie sich zweifellos verkürzt, wie schon daraus hervorgeht, daß eine Art von Eintagsfliegen die Verwandlung bis zum Imagostadium gar nicht mehr vollständig durchmacht. Anderseits hat sich die Lebenszeit der Königin bei der Honigbiene gegenüber ihren Vorfahren, die darin wohl der Hummel ähnlich waren, stark verlängert. Also auch diese zweite Voraussetzung ist haltbar. Daher kommen wir zu dem Schlusse, daß die oben gegebene, auf dem Selektionsprinzip aufgebaute Erklärung der Verschiedenheit der natürlichen Lebensdauer mit den Tatsachen durchaus im Einklang steht. Allerdings kann gegen sie ebenso wie gegen jede darwinistische Auffassung überhaupt ein Einwand gemacht werden: es ist nicht erwiesen, daß unter den Individuen einer Art tatsächlich größere, erbliche Verschiedenheiten in bezug auf die natürliche Lebensdauer stets in genügender Anzahl neu entstehen, so daß die natürliche Zuchtwahl auch einen Angriffspunkt findet. Daher hat diese Erklärung selbstverständlich nur den Wert einer Hypothese; doch mußte sie hier ausführlich dargestellt werden, weil wir keine andere haltbare Erklärung kennen und weil sie wenigstens eine einheitliche Auffassung der Tatsachen ermöglicht.

Die Fragen, welche wir eingangs aufgeworfen haben, können, wie die vorstehenden Betrachtungen zeigen, wenigstens zum Teil heute beantwortet werden. Klar und einwandfrei steht die Erkenntnis da, daß nicht überall die Lebenserscheinungen naturnotwendig zum Tode des Individuums führen; also ist auch das Altern keine allgemeine Erscheinung der Organismen. Denn es gibt Wesen, welche seit ihrer ersten Entstehung unerforschbar lange Zeiten hindurch lebensfrisch blieben, weil sie in ihren Nachkommen, die durch Teilung aus ihnen entstanden, heute noch fortleben; wie damals, so tragen sie auch heute noch die Fähigkeit in sich, unbegrenzte Zeiten in ihren ferneren Nachkommen zu überdauern. Das sind einzellige Wesen. Aber fast allen anderen Individuen droht der unabwendbare physiologische Tod, da ihr Soma mit Notwendigkeit nach bestimmter Zeit, sei es allmählich durch Altersveränderungen, sei es katastrophenartig zugrunde geht. Dieser physiologische Tod ist eine Erwerbung höher entwickelter Organismen; denn er entstand, als sich im Individuum das Soma von dem in den Keimzellen eingeschlossenen Keimplasma sonderte. Das Keimplasma ist potentiell unsterblich wie jene Einzelligen, und so steckt in jedem heute lebenden Wesen ein Stückchen Unsterblichkeit. Denn ohne diese gäbe es keine Kontinuität des Lebens. Welche Kräfte das Gehwerk des Somas aber nach bestimmter Zeit zugrunde richten, können wir nicht sagen, wohl aber ver-

muten, daß es sich allmählich durch seinen Gang selbst abnutzt. Die Zeit, nach welcher dieses geschieht, die natürliche Lebensdauer, ist nach Art und Rasse verschieden, aber im allgemeinen gerade so lang normiert, daß die Art sich erhalten kann. Deshalb dürfen wir annehmen, daß die Dauer des Lebens denselben Gesetzen unterworfen ist wie alle anderen Anpassungen der Organismen, der erblichen Veränderlichkeit und der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl.

Literatur.

HILDEBRAND, F., 1881: Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung. Englers botanische Jahrbücher, Band 2.

WEISMANN, A., 1882: Über die Dauer des Lebens. Jena.

BÜTSCHLI, O., 1882: Gedanken über Leben und Tod. Zoologischer Anzeiger, 5. Jahrgang.

WEISMANN, A., 1884: Über Leben und Tod.

MAUPAS, E., 1888: Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Archive de Zoologie expérimentale et générale, II. série, Tome 6.

BERNSTEIN, J., 1891: Zur Theorie des Wachstums und der Befruchtung. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Band 7.

WEISMANN, A., 1902: Vorträge über Deszendenztheorie. Jena.

HERTWIG, R., 1903: Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde, Band 1.

BÜHLER, A., 1904: Alter und Tod. Eine Theorie der Befruchtung. Biologisches Centralblatt, Band 24.

KORSCHELT, E., 1906: Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit anderen wirbellosen Tieren. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft in Marburg i. H.

RIBBERT, 1908: Der Tod aus Altersschwäche.

JENNINGS, H. S., 1910: What conditions induce conjugation in Paramaecium. Journal of experimental zoology, Volum 9.

MÜHLMANN, M., 1910: Das Altern und der physiologische Tod. Jena 1910.

NUSSBAUM, KARSTEN und WEBER, 1911: Lehrbuch der Biologie. Leipzig.

ROUX, W., 1911: Die vier kausalen Hauptperioden der Ontogenese sowie das doppelte Bestimmtsein der organischen Gestaltungen. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle.

JENNINGS, H. S., 1912: Age, death and conjugation in the light of work on lower organism. Popular Science Monthly.

HARMS, W., 1912: Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere. Zoologischer Anzeiger, Band 40.

WOODRUFF, L. L., 1913: Dreitausend und dreihundert Generationen von Paramaecium ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biologisches Centralblatt, Band 33.

DOFLEIN, F., 1913: Das Unsterblichkeitsproblem im Tierreich.

MINOT, CH. S., 1913: Moderne Probleme der Biologie. Jena.

Weitere Literaturangaben finden sich in den zitierten Arbeiten.

PROTOPLASMA.

Von

B. Lidforss.

Die alten Griechen glaubten bekanntlich, daß jeder Baum, jede Staude nicht nur ein lebendes, sondern auch ein empfindendes Wesen sei; in besonders schönen Gewächsen wie Lorbeer, Hyazinthe und Narzisse erblickten sie sogar verwandelte menschliche Wesen. Geläutert und gewissermaßen als wissenschaftlich ausgebildete Theorie tritt uns dieser Volksglaube entgegen in der Naturphilosophie des Empedokles, welcher den Pflanzen auf Grund ihrer Lebensäußerungen, zumal ihrer Bewegungen, nicht nur Verlangen und Überdruß, Lust und Unlust, sondern auch Verstand und Einsicht zuerkannte. Und in der Tat, wenn man im Frühling eine am Waldrande stehende Rotbuche näher ansieht, wie die austreibenden Blätter und Äste durch feine, gleichsam tastende Orientierungsbewegungen eine solche Lage einnehmen, daß ihnen tagsüber eine rationelle Ausnutzung des Sonnenlichts möglich wird, oder wenn man darauf acht gibt, wie die im Erdreich sich verbreitenden Wurzeln gerade solche Orte aufsuchen, wo ihnen das passendste Ausmaß von Feuchtigkeit, Sauerstoff und Mineralsalzen zur Verfügung steht, so kann man sich kaum des Eindrucks wehren, daß den Pflanzen nicht nur ein Nahrungsleben, sondern auch ein dem tierischen verwandtes Sinnesleben zukommt. Die exakte Naturforschung hat dann auch die entgegengesetzte Anschauung, welche den Pflanzen ein Empfindungsvermögen abspricht und die besonders mit den Namen Aristoteles und Linné verknüpft ist, vollauf beseitigt; wir wissen jetzt, nicht nur daß die Pflanzen, zumal die scheinbar so einfach gebauten Bakterien, ein reich differenziertes Sinnesleben besitzen, sondern auch daß der eigentliche Träger des Lebens bei Tieren und Pflanzen eine Substanz ist, die in beiden Fällen die tiefgehendsten Übereinstimmungen aufweist. Aber während bei den Tieren, um den Ausdruck eines modernen Biologen zu gebrauchen, der ganze Körper in einem gemeinsamen Lichtscheine schimmert, obwohl die Stärke des Lebenslichtes nicht überall gleich ist, macht bei den höheren Pflanzen die lebendige Substanz nur einen kleinen Bruchteil des Körpers aus; an einer Eiche z. B. besteht nicht nur die Borke, sondern auch der innere Holzkörper zum größten Teil aus toten Elementen, und auch in den Laubblättern ist die lebendige Substanz quantitativ ziemlich gering. Vielleicht ist es eben diesem Umstande zu verdanken, daß gerade bei den Pflanzen das Substrat des Lebens, das seit mehr als einem halben Jahrhundert Protoplasma genannt wird, zuerst in seiner morphologischen und physiologischen Eigenart erkannt wurde.

Entdeckung des Protoplasmas.

Es war im Jahre 1844, daß der deutsche Botaniker Hugo von Mohl bei der Untersuchung junger, in Branntwein längere Zeit aufbewahrter Baumtriebe ein Organ entdeckte, das er wegen seines allgemeinen Vorkommens innerhalb der Pflanze und seiner Wichtigkeit für das Leben der Zelle den Primordialschlauch nannte. Dies Gebilde stellt nach Mohl „eine vollständig geschlossene, dünnwandige, zellenähnliche Blase dar, welche in der frischen Pflanze genau an der inneren Wandung der Zelle anliegt, und deshalb der Untersuchung entgeht, während sie bei den in Branntwein aufbewahrten Exemplaren zusammengezogen ist und sich mehr oder weniger von der Zellhaut ablöste". Je nach dem Alter, welches der Zweig erreicht hatte, findet man den Primordialschlauch in allen oder nur noch in einem Teile der Zellen und Gefäße: in sehr jungen Internodien, in welchen sich der Holzkörper erst zu bilden anfängt und noch in allen seinen Teilen aus dünnwandigen Elementarorganen besteht, finden sich die Primordialschläuche in allen Zellen und Gefäßen, bei weiterer Ausbildung des Holzzylinders ist dies nicht mehr der Fall. Mohl hebt bei dieser Gelegenheit auch hervor, daß in allen Zellen, welche körnige Bildungen (Chlorophyllkörner, Amylumkörner usw.) enthalten, diese im Primordialschlauche liegen, ebenso der Zellkern, wenn ein solcher vorhanden ist. Daß der Primordialschlauch nicht bloß mit der Bildung der Zellwandung, sondern auch mit den in der Zellhöhlung vor sich gehenden organisch-chemischen Prozessen in inniger Verbindung steht, findet Mohl höchst wahrscheinlich, vielleicht spiele er auch bei der Assimilation des rohen Nahrungssaftes eine Rolle. Über die Entstehung und die Herkunft des Primordialschlauches macht Mohl in einer zwei Jahre später erschienenen Abhandlung genauere Angaben. Wenn im Inneren einer Zelle sich neue Zellen zu bilden im Begriff stehen, und die Zellenkerne als die Zentra der künftigen Zellen aufgetreten sind, so findet man, daß die Mutterzelle niemals einen klaren wässerigen Zellsaft enthält, sondern daß eine zähflüssige, mit feinen Körnchen gemengte Masse in größerer oder geringerer Menge durch den Zellraum verbreitet und namentlich in der Umgebung der Zellkerne in größerer Konzentration angehäuft ist. Da diese halbflüssige, stickstoffhaltige Substanz überall, wo Zellen entstehen sollen, den ersten, die künftigen Zellen andeutenden Bildungen vorangeht, da man ferner annehmen muß, daß dieselbe das Material für die Bildung des Zellkerns und des Primordialschlauches liefert, so mag es wohl, sagt Mohl, „gerechtfertigt sein, wenn ich zur Bezeichnung dieser Substanz eine auf diese physiologische Funktion sich beziehende Benennung in dem Worte Protoplasma vorschlage". Im folgenden wird dann gezeigt, daß der Raum zwischen Zellkern und Zellwandung anfänglich mit dem körnig-schleimigen Protoplasma durchaus angefüllt ist, daß jedoch bei weiter vorgeschrittener Entwicklung der Zelle gewisse Veränderungen in der Verteilung des Protoplasmas eintreten. Es bilden sich nämlich unregelmäßig zerstreute Höhlungen im Protoplasma, die sich mit wässerigem Safte füllen. Anfänglich sind diese Höhlungen klein und durch dicke Schichten von Protoplasma voneinander getrennt; allein je älter die Zelle wird, je mehr sie sich ausdehnt, desto zahlreicher und größer werden die Höh-

lungen, desto mehr vergrößern sich diese mit wässerigem Zellsaft gefüllten Räume im Verhältnisse zu der Masse des Protoplasmas. Infolge hiervon fließen die beschriebenen Höhlungen untereinander zusammen und die zähe Flüssigkeit — das Protoplasma — bildet anstatt vollständiger Scheidewände nur noch dickere und dünnere Fäden, die dann auch ihrerseits verschwinden, so daß ein einziger großer Saftraum entsteht. Während also das Protoplasma in ganz jungen Zellen als ein Klümpchen zähflüssiger Materie die ganze Zellhöhlung ausfüllt, bildet es in ausgewachsenen Pflanzenzellen einen relativ dünnwandigen Schlauch, der von der Zellwandung umschlossen wird und selbst den mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Saftraum umschließt. So besteht der Primordialschlauch ausschließlich aus lebendem Protoplasma, während die anderen Bestandteile der Zelle, die Zellwandung und der Saftraum, aus toter Materie aufgebaut sind. Dies geht nach Mohl u. a. auch daraus hervor, daß die Bewegungen innerhalb der Zelle, in welchen nicht nur die kleinsten Körnchen, sondern auch die Chlorophyllkörper, unter Umständen sogar die Zellkerne mitgerissen werden, sich nur im Protoplasma, nicht aber im Zellsaft oder in der Zellwandung abspielen.

Ungefähr zur gleichen Zeit, als Mohl seine bahnbrechenden Untersuchungen über das Protoplasma der Pflanzenzellen ausführte, hatte ein anderer deutscher Botaniker, Carl von Nägeli, sich mit demselben Gegenstand beschäftigt. Diese merkwürdige, den Lebensprozeß unmittelbar tragende Substanz hatte schon Schleiden (1838) gesehen, aber für Gummi gehalten; erst von Nägeli wurde ihre stickstoffhaltige Beschaffenheit und auch ihre hervorragende Bedeutung für die Zellbildung richtig erkannt. Noch wichtiger für das Studium des Protoplasmas waren die Erfahrungen, die von Nägeli und einer Reihe vorwiegend deutscher Botaniker an den Schwärmsporen der Algen und Pilze gemacht wurden, und als deren gemeinschaftliches Resultat es sich herausstellte, daß dasselbe Protoplasma, welches in den jungen Zellen eines Baumtriebes als zähflüssige Masse die Zellhöhlung ausfüllte und nur in seinem Innern strömende Bewegungen aufwies, sich in den nackten Schwärmsporen als eine unabhängig von der Zellhaut lebensfähige Masse präsentierte, die durch innere Kraft getrieben, ihre Form verändern und selbst Ortsbewegungen ausführen konnte. Der letzte Schritt auf dem Wege zum richtigen Verständnis der Bedeutung des Protoplasmas für die Lebensvorgänge der Pflanzen wurde dann von de Bary getan, als dieser Forscher nachwies, daß die großen, dem unbewaffneten Auge gut sichtbaren Plasmodien der Myxomyceten (Schleimpilze) einfach nackte Protoplasmamassen darstellen, die ihren Ortswechsel nicht wie die Schwärmsporen mit Hilfe von Zilien, sondern durch amöboide Kriechbewegungen ausführen.

Ungefähr zu gleicher Zeit, als von den Botanikern diese wichtigen Entdeckungen gemacht wurden, war auch auf zoologischem Gebiete der Protoplasmabegriff zum Durchbruch gelangt. Schon 1835 hatte der französische Forscher Dujardin die merkwürdigen Lebenserscheinungen der marinen Rhizopoden ausführlich beschrieben und besonders die Aufmerksamkeit auf die

in der sog. Sarkode sich abspielenden Körnchenströmungen gelenkt, jedoch ohne die analogen Verhältnisse in den Pflanzenzellen zu kennen. Aber schon fünf Jahre später findet man in einer Arbeit von dem genialen Purkinje „Über die Analogien in den Strukturelementen des pflanzlichen und tierischen Organismus" den jetzigen Protoplasmabegriff in der Hauptsache klar erfaßt. Die grundlegenden Protoplasmastudien erfolgten aber auf dem zoologischen Gebiete erheblich später; erst Mitte der 50er Jahre begann Max Schultze seine bahnbrechenden Studien über das bewegliche Protoplasma bei *Polythalamien*, die ihn bald (1858) zu der Auffassung führten, daß die Sarkode dieser Tiere mit dem Protoplasma der Pflanzen identisch wäre. In den nächsten Jahren wurde dann diese Anschauung von anderen Forschern wie Brücke, Kühne u. a. näher begründet, so daß man Anfang der sechziger Jahre im zoologischen Lager allgemein darüber klar war, daß das von Mohl zuerst näher charakterisierte Protoplasma den unmittelbarsten Träger nicht nur des vegetativen, sondern auch des animalischen Lebens darstellt.

Diese Einsicht war indessen erheblich früher von den Botanikern gewonnen worden. Schon im Jahre 1850 sprach Ferdinand Cohn, damals ein junger Gelehrter von 22 Jahren, mit großer Bestimmtheit den Satz aus, daß die tierische Sarkode mit dem pflanzlichen Protoplasma identisch sei. Nachdem er die kontraktile tierische Substanz durch eine Reihe mit großem Scharfblick erkannter Merkmale charakterisiert, fährt er fort: „Alle diese Eigenschaften besitzt auch jener Stoff der Pflanzenzelle, welcher als der Hauptsitz fast aller Lebenstätigkeiten, namentlich aller Bewegungserscheinungen im Inneren derselben, betrachtet werden muß, das Protoplasma. Nicht nur stimmt das optische, chemische und physikalische Verhalten desselben mit der Sarkode oder der kontraktilen Substanz überein, sondern auch die Fähigkeit, Vakuolen zu bilden, wohnt dem pflanzlichen Protoplasma zu allen Zeiten und selbst außerhalb der lebenden Zelle bei." Dieselbe Anschauung wurde dann fünf Jahre später von Unger in seinem „Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen" mit großer Klarheit zum Ausdruck gebracht und blieb seitdem Gemeingut unter den wissenschaftlich denkenden Botanikern, um bald darauf bei den Zoologen zur allgemeinen Anerkennung zu gelangen.

Ein näheres Eingehen auf die geschichtliche Entwicklung des Protoplasmastudiums während des letzten Halbjahrhunderts liegt außerhalb des Rahmens dieser Darstellung. Hier soll nur hervorgehoben werden, daß die einschlägigen Studien sich vorwiegend in drei Richtungen bewegt haben. Erstens wurde, auf dem zoologischen Gebiete von Flemming und seinen Schülern, auf dem botanischen von Strasburger, Schimper u. a., die morphologische Differenzierung des Protoplasmas, teilweise mit Hilfe einer fein ausgebildeten Mikrotechnik, eingehend studiert. Zweitens wurde die Physiologie des Protoplasmas, besonders mit Rücksicht auf den Stoffaustausch und die Druckverhältnisse innerhalb der Zelle, durch Pfeffers osmotische Untersuchungen (1877) auf eine feste physikalische Grundlage gestellt; nachdem die auf den Untersuchungen von Pfeffer und de Vries fußende physikalische Chemie

in den achtziger und neunziger Jahren ihren mächtigen Aufschwung genommen, wurden wiederum die Resultate dieser jungen Wissenschaft, in der letzten Zeit mit den Erfahrungen der Kolloidchemiker verquickt, für die Protoplasmaphysiologie verwertet. (Vgl. den Artikel Ostwald.) Schließlich wurde die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas auf analytischem Wege untersucht, die verschiedenen Baustoffe qualitativ und quantitativ bestimmt usw.; gegenwärtig fehlt es auch nicht an Versuchen, die wichtigsten dieser Baustoffe, zumal die Eiweißstoffe, synthetisch darzustellen.

Morphologie des Protoplasmas.

So verschiedenartig sich die morphologische Differenzierung des Protoplasmas in den verschiedenen Geweben der Pflanzen und Tiere auch gestalten mag, in einem Punkte herrscht zwischen den höchsten und den niedrigsten Lebewesen, zwischen den Gehirnzellen des Menschen und den grünen Zellen eines Lorbeerblattes eine fast befremdende Übereinstimmung. Über die ganze Linie der Organismen, von einigen zweifelhaften Anfängen abgesehen, finden wir das Protoplasma in zwei verschiedene Teile differenziert, die dem mikroskopisch bewaffneten Auge in vielen Fällen ohne weiteres unterscheidbar sind:

Cytoplasma und Nukleoplasma.

das Cytoplasma, welches die Hauptmasse der lebendigen Zellensubstanz ausmacht, und das Nukleoplasma, das im allgemeinen als ein runder oder ovaler, mitten im Cytoplasma gelegener Körper hervortritt. Sehr häufig ist dieser Körper, der von seinem Entdecker, Robert Brown, Zellkern (nucleus of the cell) genannt wurde, im lebenden Zustande nicht zu sehen; erst durch Behandlung mit gewissen Chemikalien, die das Protoplasma töten, ohne seine gröberen Strukturverhältnisse allzusehr zu verändern, und durch Färbung mit gewissen Farbstoffgemischen, deren Komponenten von Zellkern und Cytoplasma in verschiedener Weise gespeichert werden, gelingt es in solchen Fällen, das Vorhandensein eines gesonderten Nukleoplasmas darzutun. Durch Anwendung derartiger Kunstgriffe, auf deren Technik und wissenschaftliche Bedeutung im folgenden etwas näher eingegangen werden soll, läßt sich bis zu einem gewissen Grade ein Einblick in die Struktur des Protoplasmas, vor allem des Nukleoplasmas, gewinnen. Auffallenderweise hat es sich dabei herausgestellt, daß, während das Cytoplasma in den Zellen höher differenzierter Pflanzen und Tiere recht erhebliche, bisweilen fundamental erscheinende Unterschiede zeigt, der Zellkern im allgemeinen sowohl äußerlich wie innerlich eine relativ große Einförmigkeit aufweist. Tatsächlich bieten, wie die nebenstehenden Figuren zeigen, tierische und pflanzliche Zellkerne in manchen Fällen einander so ähnliche Bilder dar, daß ihre grundverschiedene Herkunft fast paradox erscheint.

Über den feineren Bau des Zellkerns herrscht noch keine volle Einigkeit. Im lebenden Zustande erscheint der Kern meistens als ein hyalines, bisweilen fein punktiertes Gebilde, in dem ein runder, homogener Körper, der Nucleolus oder das Kernkörperchen, öfter direkt sichtbar ist. Ebenso läßt sich in besonders günstigen Fällen am lebenden Material feststellen, daß im Zellkern eine geformte Grundsubstanz vorhanden ist, die bald in Form isolierter, größerer oder kleinerer Körner, bald als ein feines Netzwerk aus durcheinandergewunde-

nen, anastomosierenden oder isoliert verlaufenden Fäden erscheint. Sobald wir aber über diese direkt zu beobachtenden Differenzierungen hinausgehen und in die feinere Struktur der Kernmasse eindringen wollen, betreten wir ein Gebiet, wo unser Wissen hauptsächlich auf die durch Fixierung und Färbung hervorgezauberte Erscheinungswelt beschränkt ist, während das eigentliche Forschungsobjekt, die Struktur des lebenden Zellkerns, beinahe zu einem unerkennbaren „Ding an sich" verwandelt wird. An fixierten und gefärbten Prä-

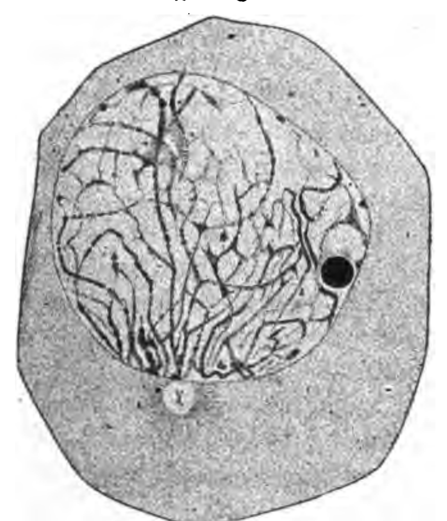


Fig. 1. Samenmutterzelle aus Myxine. Nach FLEMMING.

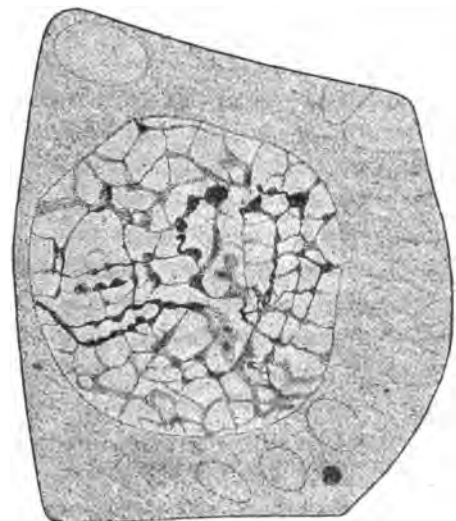


Fig. 2. Zelle aus der Wurzelspitze von *Vicia Faba*. Nach LUNDEGÅRDH.

paraten gewinnt man meistens den Eindruck, daß das Gerüstwerk des Kerns aus zwei verschiedenen Substanzen besteht, und zwar teils aus Körnchen, die begierig Farbstoff speichern und deshalb Chromatinkörner genannt werden, teils aus einer nur schwach färbbaren Substanz, dem Linin, in dem das Chromatin eingebettet liegt. Von einigen Forschern, die den fixierten und gefärbten Bildern ein fast unbedingtes Vertrauen schenken, wird ferner behauptet, daß die Chromatinkörner wieder aus winzigen Kügelchen, den sog. Chromiolen bestehen, welche selbständig wachsen und durch Teilung sich vermehren sollen. Der vom Gerüstwerk und Nucleolus nicht eingenommene Raum ist mit einer Flüssigkeit, dem Kernsaft, gefüllt. Schließlich ist die Kernmasse von einer besonderen Membran, der Kernwandung, umgeben, die aber in vielen Fällen sicher nicht dem Kern, sondern dem umgebenden Cytoplasma angehört. Die scharf umschriebenen Membranen, die an fixierten Präparaten oft an der Peripherie des Kerns zu sehen sind, stellen wohl in den meisten Fällen nur postmortal entstandene Kunstprodukte dar.

Abgesehen von einigen wenigen Ausnahmen, die sich auf gewisse niedrige Organismen (Bakterien und Protozoen) beziehen und teilweise wohl etwas zweifelhaft sind, ist also das Protoplasma sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren immer in zwei morphologisch verschiedene Teile differenziert, das Cytoplasma und den Zellkern. Außer diesem morphologischen Dualismus, der wie ein roter

Faden die ganze Organismenwelt durchzieht, finden sich zwischen tierischem und pflanzlichem Protoplasma, besonders in jugendlichen Zellen, fundamentale Übereinstimmungen. In ausgewachsenen Zellen kommen dagegen im Cytoplasma wichtige Differenzierungen zum Vorschein, die konform der grundverschiedenen Lebensführung der Pflanze bei ihr einen wesentlich anderen Charakter tragen als bei den Tieren. Die grüne Pflanze besitzt die Fähigkeit, durch Ausnutzung der strahlenden Energie des Sonnenlichts organische Substanz (Zucker, Eiweiß usw.) aus anorganischen Bestandteilen synthetisch aufzubauen; diese photosynthetische Bautätigkeit drückt ihren Stempel nicht nur der äußeren Gestalt der Pflanze, sondern auch der inneren Differenzierung des pflanzlichen Cytoplasmas auf. In diesem finden sich nämlich besonders geformte und gefärbte Körper, welche die Kohlensäureassimilation besorgen und die, je nachdem man ihren Farbstoffgehalt oder ihre ernährungsphysiologische Funktion berücksichtigt, Chromatophoren oder Trophoplasten genannt werden. Wesentlich anders gestaltet sich dagegen die Differenzierung des Cytoplasmas bei den Tieren, denen die photosynthetische Assimilationsfähigkeit abgeht, die aber in ihren höheren Formen eine den Pflanzen völlig fremde Bewegungsfähigkeit besitzen, deren Ansprüchen durch Differenzierung des Cytoplasmas in Muskel- und Nervenfibrillen Rechnung getragen wird.

Pflanzliches und tierisches Protoplasma.

Trophoplasten.

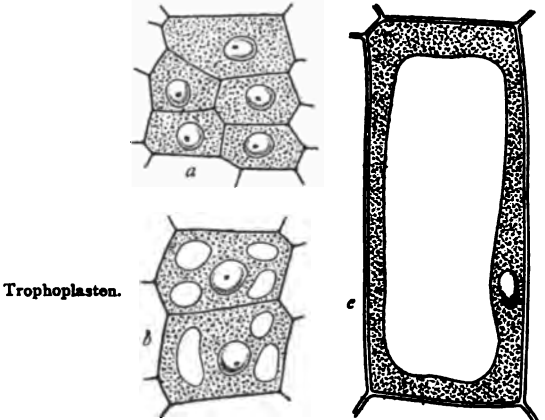


Fig. 3. a jüngste, b ältere, c noch ältere Zellen aus der Rinde einer jungen Maiswurzel. Ungefähr 500/1. Nach KIENITZ-GERLOFF.

In Anbetracht dieser verschiedenen Differenzierungsrichtungen dürfte es sich empfehlen, obwohl zwischen tierischem und pflanzlichem Protoplasma kein prinzipieller Unterschied besteht, doch in bezug auf die morphologische Ausgestaltung des Cytoplasmas jedes Gebiet getrennt zu behandeln. Wir beginnen mit den Pflanzenzellen, die sowohl durch ihre Größe als durch den Umstand, daß sie im lebenden Zustande der mikroskopischen Untersuchung leicht zugänglich sind, für das Studium der Morphologie des Protoplasmas ein vorzügliches Material darstellen.

Wie schon Mohl treffend und ausführlich beschrieben, besteht das Protoplasma in jugendlichen Pflanzenzellen aus einem Klümpchen zähflüssiger Substanz, in welcher außer dem rundlichen Zellkern und einigen Körnchen von wechselnder Größe sonst keine geformten Bestandteile zu sehen sind. Aus diesem anfänglich soliden Protoplasmaklümpchen entsteht dann (vgl. Fig. 3), wie es auch Mohl beschrieben, durch Vakuolenbildung und allmähliche Zusammenschmelzung der Vakuolen zu einem zentralen Zellsaftraum der sackförmige Protoplasmakörper, eben Mohls Primordialschlauch, der wie eine Tapete die innere Zellwandseite bekleidet. Inzwischen haben sich die ursprünglich sehr dünnen Zellwände erheblich verdickt; die Größenzunahme der Zellen, die

während dieses Streckungsstadiums oft das Hundertfache und mehr des ursprünglichen Volumens beträgt, kommt aber nur zum geringsten Teil durch Vermehrung des Protoplasmas zustande, sondern fast ausschließlich durch Aufnahme von Wasser, das in die Vakuolen resp. in den zentralen Saftraum ausgepreßt wird. Die großen Wachstumsgeschwindigkeiten, die man vielfach im Pflanzenreich konstatiert hat, erklären sich zum guten Teil daraus, das die Volumenzunahme der wachsenden Organe zum geringsten Teil durch synthetische Arbeit (Neubildung von Eiweißstoffen usw.), sondern in erster Linie durch Einsaugen des leicht zugänglichen Wassers bewirkt wird.

Bau und Funktion der Trophoplasten.

Wenn die Zelle ihre definitive Größe erreicht hat, so besitzt der Zellkern ungefähr dieselben Dimensionen wie in den ganz jungen, vom Plasma gefüllten Zellen; hingegen haben die Trophoplasten, die in den jungen Zellen als kleine farblose, oft schwer zu unterscheidende Körper vorhanden waren und in diesem Zustande gewöhnlich Leukoplasten genannt werden, erheblich an Größe zugenommen und erscheinen jetzt als rundliche oder linsenförmige, bisweilen (bei gewissen Algen) band- oder sternförmige Körper, deren plasmatische Grundsubstanz mit einem grünen Farbstoff imprägniert ist, und die meistens in größerer Anzahl in der Zelle auftreten. Die Trophoplasten spielen, wie schon angedeutet wurde, in ernährungsphysiologischer Hinsicht eine überaus wichtige Rolle, indem sie unter Ausnutzung der Energie des Sonnenlichts aus Kohlensäure und Wasser organische (brennbare) Substanz, in erster Linie Zucker und Stärke, darstellen. Die nahe Beziehung der Trophoplasten zum Licht kommt denn nicht nur in ihrer topographischen Verteilung innerhalb der Pflanze, sondern auch in der Beschaffenheit der imprägnierenden Farbstoffe zum Ausdruck. Wie die Pflanzenwelt, soweit sie für ihre Ernährung auf das Licht angewiesen ist, ganz und gar in ihrer Gesamtform von dem Prinzip beherrscht wird, an relativ dünnen Trägern oder Sproßachsen möglichst zahlreiche, möglichst dünne und große gefärbte Flächenorgane (Blätter) zu entwickeln (Sachs), so werden auch die Trophoplasten nur in ganz dünnen, unmittelbar unter dem Hautgewebe gelegenen Zellschichten ausgebildet, weil schon eine ganz dünne Schicht von trophoplasthaltigem Gewebe alle diejenigen Strahlen vollständig ausnutzt, welche die Kohlensäureassimilation bewirken. Ebenso besteht zwischen der Farbe der Trophoplasten und der Qualität des dargebotenen Lichtes eine unverkennbare Relation. Bei den meerbewohnenden Rotalgen, die in einer Tiefe leben, wo infolge der in den oberen Wasserschichten stattfindenden Lichtabsorption die roten und gelben Strahlen ausgelöscht sind, während dagegen grünes und blaues Licht ihnen noch zur Verfügung steht, sind die Trophoplasten mit einem roten Farbstoff, dem Phycoerythrin, imprägniert, der vorwiegend eben die grünen Strahlen absorbiert. In den Trophoplasten der grünen Pflanzen, welche wegen ihrer Farbe Chloroplasten (Chlorophyllkörper) genannt werden, sind mehrere Farbstoffe vorhanden, von denen die grünen (die Chlorophylle) vorwiegend die roten und blauen Strahlen des Sonnenlichts absorbieren. Auf eine Ausnutzung der grünen Strahlen verzichtet dagegen die grüne Pflanze, was nach Stahl darauf beruht, daß im ge-

schwächten Lichte — in der Dämmerung oder bei trübem Wetter — diese Strahlen allzu schwach sind, als daß ihre Ausnutzung sich lohnen würde, im direkten Sonnenlichte dagegen so intensiv, daß ihre Absorption mit großer Gefahr (Versengung usw.) verbunden sein würde. In dieser Weise wird bei den lichtausnutzenden Pflanzen nicht nur die äußere Gestalt und die Ausbildung der Zellgewebe durch das Lichtbedürfnis beherrscht, sondern auch die chemische Beschaffenheit der protoplasmatischen Differenzierungen durch den dynamischen Charakter des Milieus beeinflußt.

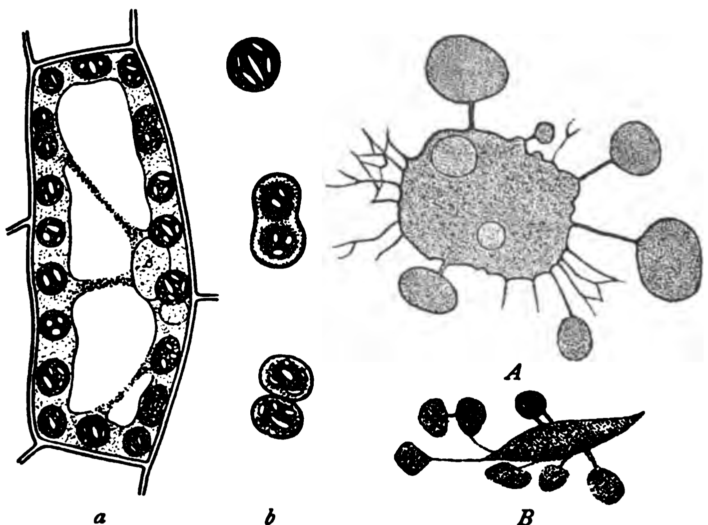


Fig 4. *a* Eine Pflanzenzelle mit Chlorophyllkörpern. *b* Ein Chlorophyllkörper in Teilung begriffen. Die hellen Körner in den Chlorophyllkörpern sind aus der Luftkohlensäure gebildete Stärkekörner. Nach SACHS.

Fig. 5 *A*. Zellkern aus der peripheren Schicht der Hyazinthenzwiebel mit Verbindungsfäden zu den stärkehaltigen Leukoplasten. Nach LIDFORSS.

Fig. 5 *B*. Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chloroplasten in einer Blattzelle von Aucuba japonica. Nach LIDFORSS.

In vielen Fällen, sowohl bei den Algen wie bei den höheren Pflanzen, finden sich zwischen dem Zellkern und den Chromatophoren feine Verbindungsfäden, die sich gegen das übrige Cytoplasma deutlich abgrenzen; manchmal sind dann auch die Chromatophoren unter sich durch ähnliche Fäden verbunden (Fig. 5, A, B). Ist der Zellkern länglich und bipolar ausgezogen, so erscheinen diese Verbindungsfäden als direkte Kernausläufer, die ohne deutlich sichtbare Grenze in die Kernsubstanz übergehen; bei rundlich ovalen Kernen nehmen sie meistens ihren Ursprung von der dichten Cytoplasmahülle, welche die Kernmasse membranartig umschließt. Manchmal sind diese Verbindungsfäden von recht stabiler Natur, in anderen Fällen verschwinden sie ebenso rasch, wie sie entstanden. Im allgemeinen deutet die Ausbildung dieser Strukturen auf eine gesteigerte Aktivität der Protoplasten (Chloroplastverlagerung, traumatische Reizung usw.).

Abgesehen von diesen letzterwähnten Differenzierungen sind also der Zellkern, die Chromatophoren und das Cytoplasma diejenigen lebenden Bestandteile, aus denen sich der Protoplast der autotrophen[1]) Pflanze aufbaut. Der Wesensunterschied zwischen den verschiedenen Teilen des Protoplasten, der

1) Pflanzen, welche imstande sind, ihre organische Leibessubstanz aus anorganischer Materie aufzubauen, werden autotroph genannt; heterotroph sind dagegen die Parasiten und Saprophyten, welche ihre Nahrung aus den Säften lebender oder toter Organismen hernehmen.

sich deutlich genug in den verschiedenen physiologischen Leistungen dieser Gebilde kundgibt, hat sich als ein besonders durchgreifender herausgestellt durch die Entdeckung, daß der Zellkern und die Chromatophoren immer nur aus ihresgleichen hervorgehen, also durch selbsttätige Teilung sich vermehren: ein Leukoplast kann sich in einen Chloroplasten und dieser sich wiederum durch Einlagerung nicht grüner Farbstoffe in einen sog. Chromoplasten verwandeln, allein jeder Chromatophor ist einmal durch Teilung eines anderen Chromatophoren entstanden, ebenso wie der Zellkern immer von einem Mutterkern abstammt. Eine Neubildung dieser Organe oder Organellen, wie sie auch genannt werden, durch Differenzierung aus dem Cytoplasma findet, wenigstens bei den höheren Pflanzen, niemals statt[1]), vielmehr sind Zellkern, Chromatophoren und Cytoplasma schon in den Geschlechtszellen als solche vorhanden. In Anbetracht dieser genetischen und funktionellen Selbständigkeit hat man die Frage aufgeworfen, ob nicht die Chloroplasten und vielleicht auch der Zellkern eigentlich selbständige Organismen seien, die sich mit dem Cytoplasma zu einer nicht mehr auflösbaren Symbiose verbunden hätten, etwa wie in der Flechte Pilz und Grünalge zu einem einheitlich wirkenden Organismus zusammengetreten sind. Dieser Auffassung, die beim ersten Blick etwas Bestechendes hat, stehen indessen so viele Schwierigkeiten entgegen, daß sie nur als eine geistvolle, aber unwahrscheinliche Hypothese bezeichnet werden kann.

Zellkern und Chromatophoren als Organe sui generis.

Immerhin ist es bemerkenswert, daß bei den chlorophyllosen Thallophyten, also bei den Fadenpilzen, Bakterien und Schleimpilzen die Chromatophoren vollständig vermißt werden. Dagegen findet sich bei den höheren Pilzen und auch bei einigen chlorophyllführenden Kryptogamen im Cytoplasma neben dem Zellkern ein besonders differenziertes Gebilde, das sog. Centrosom (Zentralkörperchen), dem besonders bei der Kernteilung eine wichtige Rolle zugeschrieben wird. In den Zellen der höheren Pflanzen wird das Zentralkörperchen vermißt, in den tierischen Zellen ist es, wie wir gleich hören werden, sehr verbreitet.

Als eine morphologische Differenzierung besonderer Art wäre schließlich die Hautschicht des Protoplasmas zu erwähnen. Während im Cytoplasma gewöhnlich verschiedene körnige oder köpfchenförmige Einlagerungen teilweise ganz unbekannter Natur (Mikrosomen) vorhanden sind, welche demselben ein mehr oder weniger trübes Aussehen verleihen, besteht die Hautschicht, sofern sie mikroskopisch wahrnehmbar ist, aus hyalinem, durchsichtigem Protoplasma (Hyaloplasma). Auch gegen die Vakuolen grenzt sich der Protoplast durch eine innere Plasmahaut ab, die gegen Chemikalien auffallend resistent ist und gewöhnlich als Tonoplast (de Vries) bezeichnet wird.

Zilien und Geisseln, Plasmodesmen.

Bei pflanzlichen Organismen, die mit raschen Eigenbewegungen ausgerüstet sind, also bei freilebenden Algen, Schwärmsporen, Bakterien und Spermatozoën, finden sich an der Körperoberfläche fadenartige Plasmafortsätze, die je nach

1) Wie angeblich Bakterien existieren, in denen die Differenzierung in Cytoplasma und Zellkern noch nicht stattgefunden, so berichtet auch Ewart von winzigen, chlorophyllhaltigen Bakterien (Algen), deren Cytoplasma gleichmäßig von Chlorophyll getränkt sein soll.

ihrer Größe Zilien oder Geisseln genannt werden. Durch die lebhafte Bewegung dieser Plasmafortsätze, die als aktive Schwimmorgane funktionieren, wird der Körper im Wasser schwebend erhalten und in bestimmter Richtung fortgetrieben. Die Zilien und Geisseln werden vom Hyaloplasma gebildet und zeigen demgemäß eine vom übrigen Protoplasma abweichende Beschaffenheit, die sich besonders in der relativen Festigkeit dieser Organe kundgibt. Ist der Protoplast von einer Membran umgeben, so treten sie durch feine Löcher (Poren) derselben hindurch. Ähnliche Plasmafortsätze finden sich auch bei den Protoplasten der Zellgewebe höherer Pflanzen; hier sind es meist überaus zarte Plasmafäden, welche die Zellmembranen quer durchbohren und in dieser Weise die Protoplasten benachbarter Zellen in unmittelbare Verbindung bringen. Wie die Zilien so bestehen auch die Plasmodesmen, wie nach Strasburgers Vorschlag diese Plasmaverbindungen gegenwärtig genannt werden, wahrscheinlich aus demselben Hyaloplasma, das die Hautschicht bildet. Bemerkenswert ist, daß diese Plasmaverbindungen keineswegs bei der Zellteilung erhaltene Plasmabrücken darstellen; sie entstehen vielmehr, nachdem die neue Zellmembran schon vorhanden ist, und werden in diese nachträglich eingeschaltet. Die Plasmodesmen dienen wahrscheinlich in erster Linie der Reizleitung, dann wohl auch der Stoffleitung. Sie kommen in allen Geweben mit lebenden Protoplasten vor, und es erscheint höchst wahrscheinlich, daß auch in einem hohen Baume zwischen den Protoplasten des obersten Gipfeltriebs und den Zelleibern der tiefsten Wurzeln eine durch Plasmodesmen vermittelte physiologisch-morphologische Kontinuität besteht. Von diesem Gesichtspunkte erscheint auch der in Zellkammern gefächerte Körper einer höheren Pflanze als eine plasmatische Einheit, ein Symplasma, und man begreift, warum ein unsere höchsten Kirchtürme überragender Eukalyptusbaum sich physiologisch doch als ein harmonisches Ganzes verhält.

Tierisches Protoplasma.

Verlassen wir einstweilen die Pflanzen und richten wir unsere Aufmerksamkeit auf die morphologische Differenzierung des tierischen Protoplasmas, so erblicken wir zunächst eine viel größere Mannigfaltigkeit der Strukturen, sodann auch weitgehende Differenzierungen, zu denen in den pflanzlichen Protoplasten kein Gegenstück vorhanden ist. Trophoplasten von der Art, wie sie bei den grünen Pflanzen vorkommen, gehen den Tieren völlig ab; ebenso kommen in den tierischen Zellen größere, mit dem zentralen Saftraume vergleichbare Vakuolen nur ausnahmsweise vor (Chorda dorsalis, Knorpelzellen). Charakteristisch für die tierischen Protoplasten aber sind einerseits die faserförmigen Differenzierungen (Bindegewebs-, Muskel- und Nervenfibrillen), anderseits die Ausbildung von Interzellularsubstanzen, welche sich nicht wie die Zellmembranen der Pflanzen getrennt erhalten, sondern zu einer zusammenhängenden Masse verschmelzen. Eigentümlich für das tierische Protoplasma ist ferner das häufige Vorkommen eines sog. Zentralkörperchens als Zentrosom. Das Zentrosom besteht meistens aus einem oder zwei kleinen Kügelchen, die von einem gemeinsamen, gegen das übrige Plasma abgesetzten Zentroplasma umgeben sind. Das Zentralkörperchen soll bei der Kernteilung,

wo das umgebende Plasma sich gewöhnlich zu einer Strahlen- oder Sternfigur gruppiert, eine wichtige Rolle spielen. Bei den höheren Pflanzen fehlen ähnliche Gebilde. Bei den Pilzen und gewissen Algen sind dagegen typische Zentrosomen gefunden worden.

Außer diesen, der direkten Beobachtung leicht zugänglichen und für das animale Leben überaus wichtigen Gebilden hat man in den letzten Jahren eine Menge feinerer Differenzierungen beschrieben, die als Chondriosomen, Mitochondrien, Granula, Dotterkerne usw. bezeichnet werden. Leider sind die einschlägigen Beobachtungen meistens an totem, d. h. an fixiertem und gefärbtem Material gemacht worden, so daß es in manchen Fällen zweifelhaft bleibt, ob den betreffenden Strukturen wirklich die große Bedeutung zukommt, die denselben von ihren Namensgebern zugeschrieben wird, oder ob es sich nicht vielmehr um bei der Fixierung entstandene Kunstprodukte (Artefakte) handelt. Sogar in bezug auf die feineren Vorgänge, durch welche sich so markante Gebilde wie Bindegewebsfibrillen, Muskel- und Nervenfibrillen aus der lebenden Substanz der embryonalen Zellen entwickeln, sind wir noch vielfach im unklaren; wir befinden uns hier, wie einer von den führenden Zootomen (Oscar Hertwig) neulich hervorgehoben hat, „etwa in derselben Lage wie vor hundert Jahren bei der Frage nach dem elementaren Aufbau der Organismen vor der Entdeckung des Prinzips der Zellenbildung, und müssen deshalb darauf verzichten, die betreffenden Vorgänge auf ein gemeinsames, einheitliches Bildungsprinzip zurückzuführen". In dieser für weitere Kreise bestimmten Darstellung wollen wir uns selbstverständlich auf einige Hauptpunkte von prinzipieller Wichtigkeit beschränken, und zunächst zusehen, wie sich nach den vorliegenden Angaben die Genese der faserigen Protoplasmadifferenzierungen abspielt.

Entstehung der Protoplasmadifferenzierungen.

In bezug auf die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, aus denen die Sehnen und die Muskelfaszien aufgebaut werden, hatte schon Schwann in seinem berühmten Werke über die Übereinstimmung zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen beschrieben und durch Abbildungen illustriert, daß die Bindegewebsfibrillen durch Auswachsen und Differenzierung der Zellenleiber entstehen, wobei „endlich der Zellenkörper ganz in Fasern zerfällt und der Kern nun bloß auf einem Faserbündel liegt". Diese Anschauung, die um so bemerkenswerter ist, als Schwann das Protoplasma nicht kannte, wurde dann von Max Schultze, Boll, Flemming u. a. bestätigt, und es scheint jetzt Einigkeit darüber zu herrschen, daß im Cytoplasma der embryonalen Zellen feinste Bindegewebsfibrillen entstehen, welche allmählich an Zahl zunehmen und sich zu einem Fibrillenbündel zusammenschließen, während gleichzeitig das Cytoplasma an Masse abnimmt und schließlich nur in spärlichen Resten, besonders in der Umgebung des Kerns, vorhanden ist. Ihrer ersten Anlage nach stammen also die fibrillären Differenzierungen aus dem Protoplasma der Zellen und entstehen durch eine Verwandlung derselben. Indessen gibt es von dieser allgemeinen Regel gewisse Ausnahmen insofern, als in manchen Fällen die Zellen zuerst eine anscheinend strukturlose Interzellularsubstanz produ-

zieren, in welcher die Fibrillen sekundär entstehen. Auf das Wesen dieser Interzellularsubstanzen und ihre Relation zum zellulären Bau des Tierkörpers kommen wir in einem anderen Zusammenhange zurück.

Auch die Muskelfibrillen und die leitenden Elemente der Nervenfaser und der Ganglienzelle, die Neurofibrillen, sollen sich in Hinsicht auf ihre Genese prinzipiell wie die Bindegewebsfibrillen verhalten; sie entstehen in den Bildungszellen (den Myo- resp. Neuroblasten) durch Umbildung des Cytoplasmas, von dem sich zwischen den Fibrillen Reste als intrafibrilläre Substanz erhalten. Indessen bestehen in bezug auf die feineren Vorgänge bei der Entwicklung dieser sehr kompliziert gebauten Elemente noch erhebliche Diskrepanzen. Nach Godlewski treten in den ganz jungen, noch undifferenzierten Muskelzellen zuerst mikroskopisch sichtbare Granula auf, welche sich zu Reihen ordnen; aus diesen wiederum gehen homogene Fibrillen hervor, welche ihrerseits die Querstreifung sekundär hervortreten lassen (Fig. 6). Nach Marceau ist ein „Körnchenstadium" nicht vorhanden, vielmehr entstehen zuerst homogene Fibrillen, in denen nachträglich Granula auftreten, welche an der Entstehung der Querstreifung beteiligt sind. Eine Auffassung, die sich gegenwärtig einer gewissen Popularität zu erfreuen scheint, ist diejenige von Meves, nach welcher „das Material für die Bildung der primitivsten Fibrillen nicht erst, wie Godlewski meint, auf einem bestimmten Stadium in den jungen Muskelzellen entsteht, sondern von vornherein in ihnen vorhanden ist und zwar der Regel nach nicht in Form von Körnchen, sondern in derjenigen von Fäden". Diese Fäden rechnet Meves zu den sog. Mitochondrien, er selbst nennt sie Chondriokonten; sie sollen gerade so wie die Chromatophoren der Pflanzen und die hypothetischen Protomeren Heidenhains nie durch Neubildung aus dem Plasma, sondern immer durch selbsttätige Teilung entstehen, und finden sich demgemäß auch in den Geschlechtszellen.

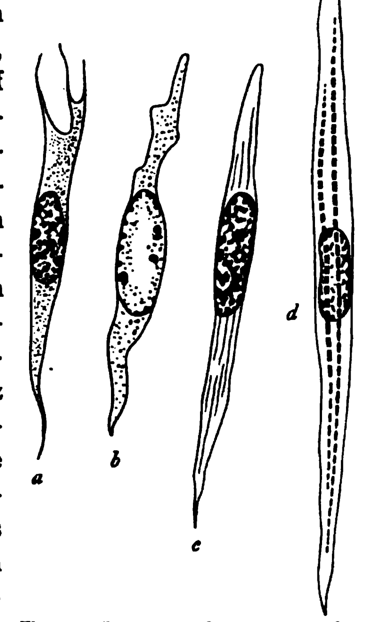


Fig. 6. Histogenese der quergestreiften Muskelfaser (nach E. GODLEWSKI). Aus einzelnen im Zellplasma zerstreuten Mikrosomen (a und b) entstehen feinste Myofibrillen (c), die erst nachträglich ihre Querstreifung erlangen (d).

Mit der Erwähnung der Chondriokonten und Mitochondrien haben wir ein Gebiet der histologischen Forschung betreten, auf welchem gegenwärtig eine rege Tätigkeit herrscht, wo aber das wirre Durcheinander von Namen und Angaben jeden Versuch einer orientierenden Darstellung aussichtslos erscheinen läßt.

Fixierung und Färbung des Protoplasmas.

Der Grund dieser wenig erfreulichen Unsicherheit, welche noch immer den cytologischen Forschungsresultaten vielfach anhaftet, liegt zum guten Teil in den technisch-methodologischen Schwierigkeiten, die sich auf diesem Gebiete

geltend machen. Im allgemeinen werden die cytologischen Studien an toten, d. h. an fixierten und gefärbten, Zellen gemacht. Nun bezweckt die Fixierung in erster Linie die Zelle unter möglichst guter Erhaltung der im lebendigen Zustande vorhandenen Strukturen und Differenzierungen zu töten; durch nachträgliche Behandlung mit Farbstoffen werden dann die verschiedenen Bestandteile des Protoplasmas sichtbar gemacht, indem sie in verschiedenen Farben oder Nuancen hervortreten. Töten wir z. B. eine chlorophyllhaltige Pflanzenzelle durch Eintauchen in absoluten Alkohol, so genügt nachher eine minutenlange Einwirkung von einem rotblauen Gemisch aus Fuchsin und Methylgrün, um innerhalb des Protoplasten die schönsten Farbendifferenzierungen hervorzurufen: die Grundmasse des Kerns erscheint intensiv blau tingiert, sein Nucleolus rubinrot, die Chromatophoren tiefrot, das Cytoplasma hellrosa. Abgesehen von dem ästhetischen Reiz, den solche Präparate besitzen, können sie natürlich wichtige Aufschlüsse geben über Bau und Ausgestaltung des Protoplasten und Strukturverhältnisse zur Anschauung bringen, die sonst auch mit den stärksten Vergrößerungen unbeachtet geblieben wären. Hierbei ist aber zu bemerken, daß man bei Verwendung verschiedener Färbemethoden oft ganz andersgeartete Bilder bekommt, indem bei einem gewissen Färbeverfahren Strukturen hervortreten, die bei dem anderen ganz unsichtbar bleiben und vice versa. Die nebenstehenden Bilder (Fig. 7) stellen zwei Kerne aus den Darmepithelzellen des Salamanders dar, welche beide in ganz derselben Weise durch Sublimatlösung fixiert werden, dann aber in einem Falle (*A*) mit Eisenhämatoxylin, im anderen (*B*) mit Vanadiumhämatoxylin gefärbt wurden. In *A* treten die Chromatinklümpchen und die Lininfäden sehr deutlich hervor, in *B* nur die Chromiolen (und der Nucleolus); jedes von den Bildern gibt also eine sehr einseitige Auffassung von der wirklichen Struktur des Zellkerns, vorausgesetzt, daß die durch die Färbung sichtbar gemachten Strukturen wirklich als solche im lebenden Kern vorhanden waren, was nicht notwendig der Fall sein muß. Die schwache Seite der cytologischen Methodik liegt eben darin, daß sie unter Umständen gar zu viel leistet, oder genauer ausgedrückt, daß durch die Fixierung und Färbung Strukturen vorgetäuscht werden können, die im lebenden Protoplasten gar nicht existieren. Auf diese Verhältnisse hat schon vor 13 Jahren der Botaniker Alfred Fischer hingewiesen in seinem äußerst lehrreichen Buche „Über Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas";

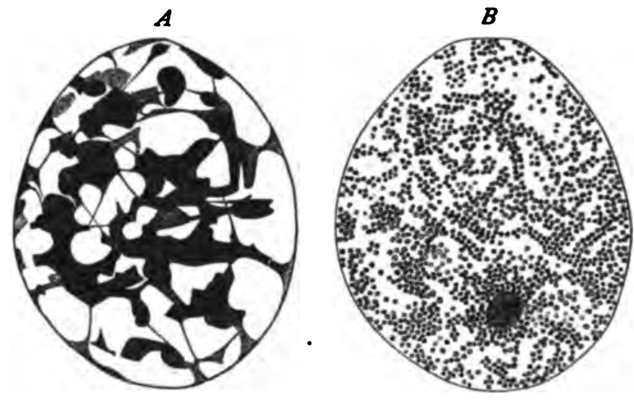


Fig. 7 *A* und *B*. Zwei Kerne aus dem Darmepithel des Salamanders. Sublimat. Vergr. 2300. Nach HEIDENHAIN. *A* Färbung mit Eisenhämatoxylin; *B* mit Vanadiumhämatoxylin. Chromiolen des Kerns und Nukleolus.

hier können wir aus seiner kritischen Darstellung nur einige Punkte von prinzipieller Wichtigkeit hervorheben.

Da durch den natürlichen Tod eines Organismus das Protoplasma der einzelnen Zellen nicht so erstarrt, daß es seine Strukturen unveränderlich beibehielte — in gewissen Fällen geschieht die Desorganisation fast momentan, in anderen Fällen langsamer —, so wird der Hauptzweck der Fixierung eine möglichst naturgetreue Erhaltung der Struktur des Protoplasmas (vgl. Fig. 8*A* u. *B*) sein. Dies kann nur dadurch geschehen, daß die flüssigen oder gallertartigen Einzelbestandteile des Protoplasmas in feste, unlösliche Verbindungen und Strukturen überführt werden. Da nun der Protoplast, wie wir im folgenden hören werden, zum größten Teil sicherlich aus Eiweißkörpern im weitesten Sinne besteht, so handelt es sich bei der Fixierung in erster Linie darum, diese Stoffe unter Bewahrung ihrer morphologischen Ausgestaltung unlöslich zu machen. Bei physikalischer Fällung geschieht dies einfach durch gänzliche Wasserentziehung, wie bei Fixierung mit Alkohol; meistens ist die Fällung aber eine chemische, d. h. man verwandelt alle Eiweißkörper der Zelle in die entsprechende chemische Verbindung des Fixierungsmittels. Bei diesem Vorgang werden nun manche Eiweißstoffe als schollige oder häutig-faltige Gerinnsel von feinpunktiertem Aussehen gefällt; die Gerinnsel setzen sich aus winzigen Körnchen zusammen, aber diese granulären Elemente sind stets zu größeren Aggregaten vereinigt und immer von gleicher Größe. Andere Eiweißstoffe bzw. eiweißähnliche Verbindungen werden von den gebräuchlichsten Fixierungsmitteln als isolierte oder kettenweise zusammengelagerte Körner von sehr verschiedener Größe, eben als Granula gefällt; von der Konzentration der Eiweißlösung und der Art des Fixierungsmittels hängt es ab, welche Größe vorherrscht. In dieser Weise wird die Existenz von bestimmt geformten Granula, die in der flüssigen Lösung gar nicht vorhanden sind, durch das Fixierungsmittel vorgetäuscht, und die dadurch hervorgebrachte Konfusion wird noch dadurch erhöht, daß Granula, die mit verschiedenen Konzentrationen von einem und demselben Stoffe erhalten wurden, gegenüber Farbstoffen ein diametral verschiedenes Verhalten zeigen. Wird z. B. ein ungleichkörniger Niederschlag aus Platinalbumose mit dem oben erwähnten rotblauen Fuchsin-Methylgrüngemisch behandelt, so färben sich, trotz der stofflichen Identität, die großen Granula schön blau, die kleinen dagegen rot. Noch verwickelter werden die Verhältnisse, wenn in einem ursprünglich völlig homogenen Medium durch das Fixierungsmittel die schönsten Strahlungen hervorgerufen werden, wie es Alfred Fischer durch Injektion von Holundermarkzellen mit Albumoselösung und nachträgliche Behandlung mit Osmiumsäure erreicht hat (vgl. Fig. 9).

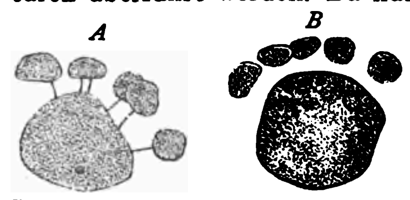


Fig. 8. Zellkerne mit Chloroplasten aus den Blattzellen von einer Liliacee. *A* aus einer mit Osmium-Alkohol fixierten, *B* aus einer durch Verwundung getöteten Zelle; in *B* sind die Verbindungsfäden vernichtet worden, die Grundmasse des Kerns ist grob granuliert, die Kernmembran schärfer konturiert. Nach Lidforss.

Es wäre nun völlig verfehlt, wollte man auf Grund dieser und ähnlicher Erfahrungen den Schluß ziehen, daß die durch Fixierung und Färbung erhaltenen

mikroskopischen Bilder kein Vertrauen verdienten; in manchen Fällen, wo der Vergleich mit den lebenden Zellen möglich ist, kann man sich leicht davon überzeugen, daß gewisse Fixierungsmittel (z. B. Osmiumdämpfe bei sehr kurzer Einwirkung und nachträglicher Behandlung mit Alkohol steigender Konzentration) eine überraschend naturgetreue Erhaltung der plasmatischen Strukturen ermöglichen. Anderseits bewirken gewisse Fixierungsmittel, welche sich wie z. B. das Flemmingsche Gemisch (Chrom-Osmium-Essigsäure) einer großen Beliebtheit erfreuen, un-

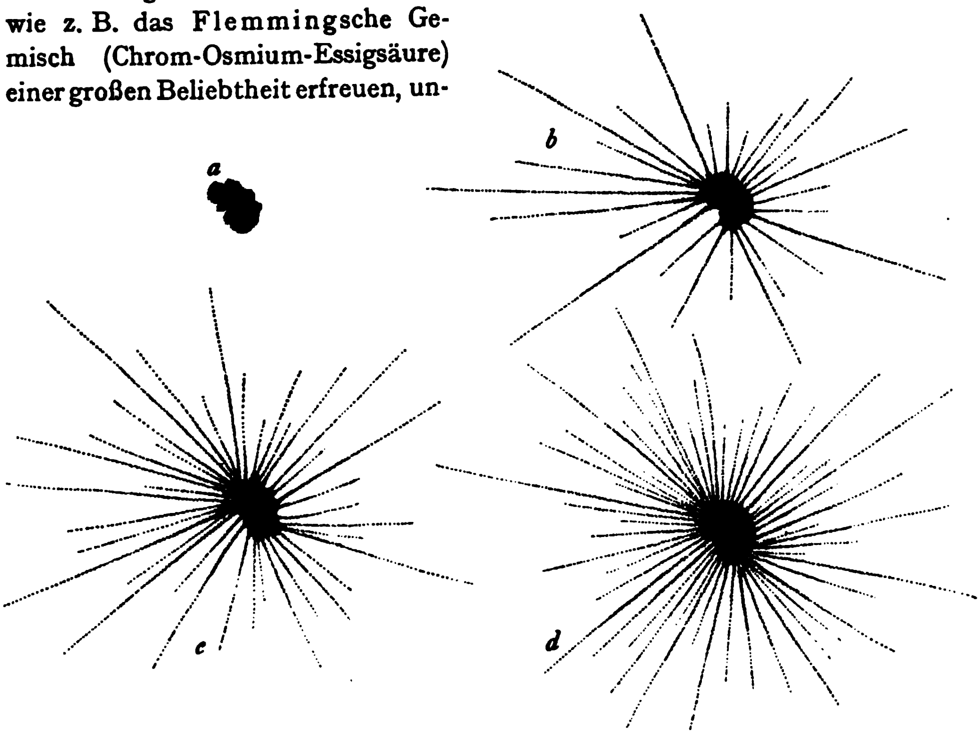


Fig. 9. Künstliche Strahlung von 2,5 proz. Deuteroalbumose, schwach sauer, hervorgerufen durch 1 proz. Osmiumsäure; unmittelbar unter dem Mikroskop beobachtet. *a* Kernrest einer injizierten Holundermarkzelle, noch strahlenfrei, sogleich nach Einlegen der Schnitte in die Osmiumsäure, 11 h. 16. *b* Strahlung nach 4 Minuten (11 h. 20), viele Strahlen noch kurz, peripheriewärts wachsend. *c* Anreicherung der Strahlung, 14 Minuten nach Beginn des Versuches (11 h. 30). *d* Vollständige Strahlensonne (12 h. 16). Vergr. 600. Nach Alfred Fischer.

ter Umständen ziemlich weitgehende Veränderungen der plasmatischen Struktur, die sich besonders in postmortaler Gerüst- und Granulabildung kundgeben. Nachdem das lebhafte Aufsehen, welches das Fischersche Buch seinerzeit erregte, einer ruhigeren Stimmung gewichen ist, scheint man aber gegenwärtig in cytologischen Kreisen mit Rücksicht auf die Zuverlässigkeit der durch die fixierten und gefärbten Präparate dargebotenen Bilder einem Optimismus zu huldigen, der wissenschaftlich kaum berechtigt sein dürfte und in konkreten Fällen sicher zu falschen Vorstellungen geführt hat.

Wie vorsichtig man doch bei der Unterscheidung morphologischer Plasmadifferenzierungen vorgehen muß, lehren auch die Beobachtungen von Klemm über Strukturveränderungen des lebenden Plasmas, hervorgerufen durch äußere Agentien. Nach zahlreichen Beobachtungen sind außer den granulösen auch netzförmige Gebilde im Protoplasma gesehen worden, und zwar nicht nur

im toten, sondern auch im lebendigen. Eben solche Strukturen können nun auch willkürlich hervorgerufen werden. Unter Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd erscheint das Plasma gleichartiger Zellen in fibrillärer, unter Einwirkung von Säuren und vielen anderen Giften in körniger Struktur, die bei gewisser Anordnung der Körner zur Netzstruktur wird, endlich unter Einwirkung basischer Stoffe in alveolarer Struktur. Und diese willkürlich hervorgerufenen Strukturen treten, wie von Klemm ausdrücklich betont wird, nicht erst mit dem Tode auf, sondern sind sehr deutlich im lebendigen Plasma zu sehen. Solche Erfahrungen sind natürlich von bestimmtem Interesse, wenn wir an die Frage nach dem feineren bzw. feinsten Bau des Protoplasmas herantreten. Diese Frage kann aber nur im Zusammenhang mit den physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas diskutiert werden und erheischt außerdem einige Kenntnisse von der chemischen Zusammensetzung der lebendigen Substanz.

Chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Das Wasser als Bestandteil der lebendigen Substanz.

Es wurde im vorigen wiederholt darauf hingewiesen, daß die lebendige Substanz in vielen Fällen sicher einen flüssigen Aggregatzustand besitzt. Derjenige Bestandteil des Protoplasmas, der seinen flüssigen Zustand bedingt, ist das Wasser, das alle Teile einer Zelle durchtränkt und in lebenden Geweben zumeist 60—90 Prozent des Gesamtgewichts ausmacht. In den Pflanzenzellen verteilt sich das Wasser etwas verschieden auf Zellsaft und Protoplasma, indem jener häufig nicht mehr als 3—5 Prozent fester Bestandteile enthält, während der Protoplast gewöhnlich 10—30 Prozent Trockensubstanz hinterläßt. Wie die pflanzlichen Protoplasten verhalten sich auch die tierischen Zellen, welche keinen Saftraum besitzen: so enthalten die Muskelzellen des Menschen ungefähr 75 Prozent Wasser, die Nierenzellen 82 Prozent, die Leberzellen 69 Prozent usw. In allen diesen Fällen handelt es sich um Zellen, die sich in aktiver Lebenstätigkeit befinden; in trockenen Samen dagegen, deren Leben latent ist, oder in eingetrockneten Räder- und Bärtierchen, die sich im Zustande des Scheintodes befinden, ist der Wassergehalt sehr gering (ca. 10 Prozent) und muß entsprechend erhöht werden, wenn die Lebensvorgänge wieder in Fluß kommen sollen.

Schwierigkeiten bei der chemischen Untersuchung der lebendigen Substanz.

Gehen wir aber jetzt weiter und fragen wir: woraus besteht derjenige Teil des Protoplasmas, der nicht Wasser ist, so stoßen wir sofort auf höchst erhebliche Schwierigkeiten. Erstens ist es aus rein technischen Gründen sehr schwer, reines Protoplasma, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, in für eine chemische Analyse ausreichenden Quantitäten zu bekommen. Wollen wir z. B. die chemische Beschaffenheit der Protoplasten einer Zwiebel oder eines Ahornblattes untersuchen, so besteht die durch Auspressen gewonnene Flüssigkeit aus einem Gemisch von Protoplasma und Zellsaft, worin schon chemische Umsetzungen zwischen den vorher durch eine semipermeable Wand getrennten Flüssigkeiten vorgegangen sind. Untersuchen wir anstatt dessen trockene Samen, wo eine Vakuolenflüssigkeit nicht vorhanden ist, so stoßen wir auf große Mengen von Stoffen — Proteinstoffen, Kohlehydraten, Fetten usw. —, von denen wir mit Bestimmtheit sagen können, daß sie nicht zum lebenden Proto-

plasma gehören, sondern lediglich leblose Reservestoffe darstellen. Ebenso müssen wir stets damit rechnen, daß in den nackten Protoplasmamassen der Schleimpilze oder in den Muskelzellen, ja sogar in den Protoplasten der winzigsten Bakterien Stoffe vorhanden sind, die nicht zum eigentlichen lebenstätigen Protoplasma gehören, sondern Stoffwechselprodukte oder sogar von außen aufgenommene Rohstoffe darstellen.

Zu diesen technischen Schwierigkeiten gesellt sich noch eine andere von mehr prinzipieller Natur. Durch die chemische Analyse können wir niemals die lebendige Substanz als solche erfassen, denn durch die erste Operation, die wir bei der chemischen Untersuchung des Protoplasmas vornehmen, wird es getötet, nur totes Protoplasma kann also Gegenstand der chemischen Analyse sein. Sobald aber das Protoplasma abstirbt, werden die hochkomplizierten und labilen Stoffverbindungen, aus denen es bestand, in tiefgehender Weise verändert, und diese postmortalen Veränderungen werden aller Wahrscheinlichkeit nach während des Ganges der chemischen Analyse noch weiter verschärft. Wenn es auch eine paradoxe Übertreibung in Weiningers Behauptung ist, daß „mit der Chemie wahrhaftig nur den Exkrementen des lebendigen beizukommen ist", so müssen wir doch gestehen, daß gegenwärtig nur die gewaltsam herausgerissenen Bausteine, nicht aber die Gesamtarchitektur der lebenden Protoplasmateilchen chemisch untersucht werden können. Damit ist auch gesagt, daß unser Wissen von der chemischen Zusammensetzung der lebendigen Substanz, trotz aller darauf gerichteten Anstrengungen, noch immer das meiste zu wünschen übrig läßt. Immerhin ist das wenige, was wir auf diesem Gebiete sicher wissen, doch von großem Interesse.

Die chemischen Elemente der lebendigen Substanz.

Betrachten wir zuerst die elementaren Bestandteile der lebendigen Substanz, so hat uns die chemische Elementaranalyse, unterstützt durch Kulturversuche mit chemisch genau kontrollierten Nährlösungen, mit Bestimmtheit gezeigt, daß von den auf unserem Planeten vorkommenden etwa 80 Grundstoffen nur ein geringer Bruchteil für den Aufbau der lebendigen Substanz nötig ist. Sehr genaue Kulturversuche haben außer Zweifel gestellt, daß manche Bakterien sehr gut gedeihen und sich unbegrenzt vermehren, wenn ihnen von den Metalloiden Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Schwefel und Phosphor zur Verfügung stehen; von den Metallen benötigen sie nur Kalium und Magnesium, vielleicht auch Eisen, also im ganzen höchstens neun Elemente. Wie diese Bakterien verhalten sich auch die höheren Pflanzen, nur mit dem Unterschiede, daß ihnen noch ein zehntes Element, das Kalzium, unentbehrlich ist. Noch etwas anspruchsvoller sind die Tiere; sie bedürfen, soweit aus den vorliegenden Untersuchungen zu ersehen ist, außer den zehn für die Pflanzen notwendigen Elementen auch Natrium und Chlor. Die beiden letzterwähnten Elemente kommen auch vielfach im Pflanzenkörper vor, sind aber in diesem Falle nicht unbedingt notwendig, während sich dagegen Chlormangel bei der Ontogenese der Tiere sofort durch Entwicklungsstörungen bemerkbar macht.

Über die Proportionen, in welchen die notwendigen chemischen Elemente

sich am Aufbau der tierischen und pflanzlichen Leibessubstanz beteiligen, können folgende Tabellen bis zu einem gewissen Grade Aufschluß geben.

Prozentgehalt menschlicher Organe an Wasser, Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Asche:

	Wasser	Kohlenstoff	Wasserstoff	Stickstoff	Sauerstoff	Asche
Muskulatur	77	11,73	1,71	3,04	5,47	1,05
Gehirn	77,90	12,62	1,93	1,37	4,41	1,41
Leber	69,60	15,88	2,25	3,09	7,79	1,38
Nieren	83,45	8,73	1,29	1,93	3,80	0,80

	Kohlenstoff	Wasserstoff	Stickstoff	Sauerstoff	Asche
Getrocknete Weizenkörner . .	46,1	5,8	2,3	43,4	2,4
„ Kartoffeln . . .	44,0	5,8	1,5	44,7	4,0
„ Runkelrübenblätter	38,1	5,1	4,5	30,8	21,5

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß, rein quantitativ genommen, in erster Linie Kohlenstoff, Sauerstoff und Stickstoff am Aufbau der organischen Leibessubstanz beteiligt sind; dann kommt der Wasserstoff, der allein ungefähr die gleichen Gewichtsprozente ausmacht wie die übrigen Elemente (Schwefel, Phosphor und die Metalle). Von diesen Elementen ist, wie schon Herbert Spencer hervorgehoben hat, der Kohlenstoff dadurch ausgezeichnet, daß er eine überaus große Neigung besitzt, mit sich selbst Verbindungen einzugehen; schon das elementare Kohlenstoffmolekül besteht wenigstens aus zwölf, höchstwahrscheinlich aus einer erheblich größeren Anzahl Kohlenstoffatomen, und während die Zahl der Verbindungen aller anderer Elemente etwa 25000 ist, beträgt die Zahl der gegenwärtig bekannten Verbindungen des Kohlenstoffes mit anderen Elementen etwa 150000. Die Moleküle mancher Kohlenstoffverbindungen, zumal der Eiweißkörper, enthalten, eben dank der Fähigkeit der Kohlenstoffatome zur gegenseitigen Bindung, eine größere Anzahl Atome, als wir in einer hellen Nacht Sterne am Himmel erblicken (Nägeli). Von den übrigen Elementen, die hier in Frage kommen, ist der Stickstoff bemerkenswert durch die Leichtigkeit, womit manche seiner Verbindungen, zumal der organischen, unter Explosionserscheinungen zerfallen; abgesehen von solchen Stoffen, die wie Chlor- und Jodstickstoff durch den Ton einer Violine zu den furchtbarsten Detonationen gebracht werden können, sind die meisten der bekannten Explosivstoffe wie das Nitroglyzerin, die Nitrozellulose, die Pikrate usw. organische Stickstoffverbindungen. Von vornherein darf man also erwarten, daß die chemischen Verbindungen, welche durch Kombination von Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Wasserstoff entstehen und die Hauptmasse der lebendigen Substanz darstellen, einerseits eine hochkomplizierte Zusammensetzung, andererseits eine relativ leichte Zersetzbarkeit zeigen werden.

Die Eiweißkörper als Baustoffe des Protoplasmas.

Dies ist in der Tat auch der Fall. Die Hauptmasse der lebendigen Substanz besteht (abgesehen vom Wasser) bei allen Organismen, die daraufhin geprüft wurden, aus Eiweißverbindungen, welche in ihrer einfachsten Form aus Kohlenstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Wasserstoff bestehen, meistens aber noch Schwefel und häufig Phosphor enthalten. Die Eiweißverbindungen be-

sitzen nun meistens wahre Riesenmoleküle[1]), deren Atome nach Tausenden zählen und sind außerdem in hohem Grade reaktionsfähig; bereits durch Schütteln ihrer Lösungen werden manche Eiweißkörper koaguliert und ausgefällt, und einige von ihnen (Fibrinogen und Globulin) haben die Neigung, auf die geringsten, sonst chemisch indifferenten Einflüsse, wie Wasserverdunstung, Berührung mit porösen Substanzen usw., unlöslich zu werden.

Es überschreitet den Rahmen dieser Darstellung, auf das schwierige und teilweise recht problematische Gebiet der Eiweißchemie näher einzugehen; nur einige kurze Bemerkungen über die wichtigsten Eigenschaften und Gruppen der Eiweißkörper sollen hier Platz finden.

Gegenwärtig trennt man im allgemeinen die Eiweißkörper in zwei große Hauptgruppen, die einfachen Eiweiße, und die Proteide, welch letztere durch Vereinigung der ersteren mit anderen Atomgruppen entstehen. Zu den einfachen Eiweißen gehören in erster Linie das Albumin und das Globulin, ferner die Histone, die Protamine und die sog. Gerüsteiweiße, die früher Albuminoide hießen, und zu denen u. a. das Kollagen des gewöhnlichen Bindegewebes und der Knochen und Knorpel gehört. Die Proteide werden, je nach dem der charakteristische Paarling Phosphorsäure, Nukleinsäure, Glykose oder Hämatin ist, Phosphorproteide, Nucleoproteide, Glykoproteide und Hämoglobine genannt.

Die eigentlichen Eiweißkörper sind im trockenen Zustande weiße oder kaum gefärbte lockere, voluminöse, nicht hygroskopische Pulver. Sie sind teils in Wasser, teils nur in Salzlösungen, in verdünnten Säuren und Alkalien löslich, unlöslich dagegen in Alkohol, Äther, Chloroform, Benzol und allen übrigen Lösungsmitteln. Bei Einwirkung von schwachen Säuren oder von gewissen Fermenten (Pepsin, Trypsin) werden die Eiweißkörper in einfachere Bruchstücke gespalten, die als Albumosen oder Peptone bezeichnet werden und deren geringere Molekulargröße sich besonders darin geltend macht, daß sie nicht bei Erwärmung ihrer Lösungen koagulieren und in manchen Fällen auch nicht von Neutralsalzen ausgefällt werden. Die Peptone und Albumosen zerfallen bei Einwirkung von anderen Fermenten (Erepsin) in noch einfachere Bausteine, die sog. Aminosäuren, von denen Glykokoll, Alanin, Leucin, Tyrosin, Arginin usw. die wichtigsten sind. Wie besonders durch die Versuche Abderhaldens erwiesen ist, vermag der Tierkörper aus diesen einfachsten Bausteinen wiederum echte Eiweißkörper aufzubauen, was den Chemikern noch nicht gelungen ist. Immerhin ist in dieser Richtung ein sehr wichtiger Schritt getan durch die von Emil Fischer ausgeführte Synthese der Polypeptide, die in bezug auf chemische Zusammensetzung und physikalisches Verhalten kaum von den natürlichen Peptonen zu unterscheiden sind und wie diese eine Vorstufe zu den echten Eiweißkörpern darstellen.

1) Einer von den einfachsten Eiweißkörpern, das Serumalbumin, besitzt die Formel $C_{450} H_{720} N_{116} S_6 O_{140}$ und das Molekulargewicht 10 166; das Hämoglobin (der rote Blutfarbstoff) die Formel $C_{758} H_{1203} N_{135} O_{218} Fe S_3$ und das Molekulargewicht 16 669. Die absolute Größe dieser Riesenmoleküle wird auf 2,3—2,5 μμ geschätzt (1 μμ = 0,000001 mm).

Fragen wir nun, in welchem Maßstabe und in welcher Form sich diese chemischen Verbindungen am Aufbau des lebenstätigen Protoplasmas beteiligen, so fällt die Antwort, aus Gründen, die schon im vorigen (S. 235) auseinandergesetzt wurden, sehr schwer. In den zahlreichen und gewissenhaften Untersuchungen über die Eiweißkörper der Pflanzensamen, die wir besonders Osborne verdanken, handelt es sich quantitativ in erster Linie um leblose Reservestoffe, Materialien, die vom heranwachsenden Keimling verbraucht werden, und diese Fehlerquelle macht sich bei fast allen einschlägigen Analysen mehr oder weniger geltend. Außerdem ist es wenig wahrscheinlich, daß z. B. die aus den Leukozyten und Leberzellen isolierten Nukleoproteide gerade als solche, d. h. als selbständige chemische Individuen im lebenden Protoplasma vorhanden seien; nach allem zu urteilen, handelt es sich hier um sehr komplexe Verbindungen, teils zwischen verschiedenen Eiweißkörpern unter sich, teils wohl auch zwischen Eiweißkörpern und Nichtproteiden unbekannter Zusammensetzung. Der einzig gangbare Weg, auf dem wir einen sicheren Einblick in den Bau der lebenden Substanz erhalten könnten, wäre nicht die chemische Analyse, sondern die Synthese, d. h. die Darstellung eines lebenden Organismus von chemisch kontrolliertem Material; allein dieser Weg bleibt uns auf unberechenbare Zeiträume verschlossen, und so sind wir vorläufig auf das angewiesen, was uns die chemische Analyse protoplasmatischen Materials zu bieten hat. In einem konkreten Falle, wo das Untersuchungsmaterial aus den Plasmodien eines Schleimpilzes (*Fuligo varians*) bestand, stellte sich das Analysenergebnis, nach Abzug von etwa 27 Prozent der Trockensubstanz an Kalziumkarbonat, wie folgt:

	Prozent		Prozent
1. Phosphorhaltige Eiweißkörper	40	7. Kohlehydrate	12
2. Phosphorfreie Eiweißkörper	15	8. Harz	1,5
3. Aminosäuren	1,5	9. Kalziumformit, -acetat und -oxalat	0,5
4. Fette	12	10. Kali- und andere anorganische Salze, Phosphorsäure	6,5
5. Lecithin	0,3	11. Unbestimmte Stoffe	6,5
6. Cholesterin	2		

Überblicken wir die Resultate dieser Analyse, die vor etwa dreißig Jahren von einem Botaniker (Reinke) ausgeführt wurde, und die mit den technischen Hilfsmitteln der modernen Chemie wiederholt in Einzelheiten vielleicht etwas anders ausfallen würde, so fällt sofort die dominierende Stellung der Eiweißkörper auf. Von den übrigen Substanzen haben die Aminosäuren genetische Beziehungen zu den Eiweißkörpern; sie entstehen, wie wir schon gehört haben, aus jenen durch fermentative Spaltungsprozesse und können durch die synthetische Wirksamkeit des Protoplasmas zu Eiweißkörpern regeneriert werden. Die Fette und die Kohlehydrate sind offenbar zum größten Teile Reservestoffe; in welcher Ausdehnung dies auch vom Kali und von der Phosphorsäure gilt, läßt sich schwer überblicken. Die Kalziumsalze und das Harz repräsentieren wohl hier, wie es auch bei den höheren Pflanzen der Fall ist, in ernährungsphysiologischer Hinsicht wertlose Exkrete, was natürlich nicht ausschließt, daß diese Körper einen biologischen Nutzen haben können (Schutz gegen Tier-

fraß u. dgl.). Sehen wir von den unbestimmten Stoffen ab, so bleiben nur die geringen Mengen von Lecithin und Cholesterin zurück. Von diesen beiden Körpern gehört das **Lecithin** zu einer Kategorie von Stoffen, die man **Phosphatide** nennt und die in der letzten Zeit stark in den Vordergrund des biochemischen Interesses gerückt sind. Die Phosphatide, die auch Edelfette genannt werden und für welche das Lecithin als typischer Repräsentant gelten kann, sind kompliziert gebaute, fettartige Stoffe, die außer den Elementen der gewöhnlichen Fette (Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff) auch Phosphor und Stickstoff enthalten. Sie zeigen eine ebenso ausgeprägte Labilität und Reaktionsfähigkeit wie die Eiweißkörper und sind wie diese in jeder lebenden Zelle vorhanden, obwohl sie in der Regel gegenüber den Eiweißkörpern quantitativ erheblich zurücktreten. Daß die Phosphatide im Leben der Zelle eine sehr wichtige Rolle spielen und in irgendwelcher Form am Aufbau des lebenstätigen Protoplasmas teilnehmen, scheint sehr plausibel nicht nur auf Grund ihrer allgemeinen Verbreitung und großen Reaktionsfähigkeit, sondern auch, wenn der Ausdruck erlaubt ist, im Hinblick auf den biochemischen Kostenpunkt: sowohl die relative Seltenheit des Rohmaterials (Phosphor, Stickstoff) wie die erheblichen Herstellungskosten machen die Edelfette zu recht kostbaren Stoffen für die Pflanze.

Die Phosphatide als Baustoffe der lebendigen Substanz.

Außer den Eiweißkörpern und den Phosphatiden beteiligen sich am Aufbau der lebendigen Substanz sicher auch andere organische Verbindungen, die vielleicht nur in ganz kleinen Mengen vorkommen, und deren Natur uns einstweilen unbekannt ist. Unbekannt ist uns auch die Art und Weise, in welcher die notwendigen Metalle, das Kalium, Magnesium, Eisen, Kalzium und Natrium mit den Bestandteilen der lebenden Substanz verbunden sind. Das Chlorophyll der Pflanzen enthält immer Magnesium, ebenso wie das Hämoglobin der Tiere immer eisenhaltig ist; allein die Tatsache, daß manche Pilze, die weder Chlorophyll noch Hämoglobin enthalten, ohne Eisen und Magnesium nicht gedeihen, beweist zur Genüge, daß die Bedeutung dieser Elemente keineswegs mit ihrer Beteiligung am Aufbau des Chlorophyll- bzw. Hämoglobinmoleküls erschöpft ist. Indessen ist es uns trotz aller geistreichen Spekulationen gegenwärtig nicht möglich, diese Rolle näher zu präzisieren, und dasselbe gilt auch für die übrigen, für das normale Gedeihen der Organismen notwendigen Metalle.

Die anorganischen Bestandteile der lebendigen Substanz.

Schließlich wäre noch eine Stoffgruppe zu erwähnen, die sog. **Fermente** (Enzyme) die wohl keinem lebenden Protoplasma gänzlich abgehen. Über die chemische Zusammensetzung dieser merkwürdigen Körper ist wenig Sicheres bekannt, doch spricht manches dafür, daß sie mit den Eiweißkörpern am nächsten verwandt sind. Die Fermente haben im allgemeinen die Fähigkeit, zusammengesetzte Verbindungen in einfachere Bruchstücke zu zerlegen, ohne dabei selbst ihre chemische Eigenart zu verlieren; so werden, wie wir schon gehört haben, die Eiweißstoffe durch bestimmte Fermente (Trypsin, Pepsin) in Peptone und Albumosen gespalten, und diese wiederum durch Erepsin in noch einfachere Bausteine, die Aminosäuren, zerlegt. In gleicher Weise wird die Stärke durch diastatische Fermente zu Malzzucker abgebaut. Rohrzucker wird durch In-

Die Fermente (Enzyme).

vertin in seine Komponenten, Fruchtzucker und Traubenzucker gespalten usw. Die Fermente zeichnen sich also durch eine ganz besondere Art von Aktivität aus und erinnern auch insofern an die lebendige Substanz, als sie gegenüber den meisten Protoplasmagiften überaus empfindlich sind und ihre fermentative Kraft schon bei mäßiger Erwärmung ihrer Lösungen (60—80°) verlieren. Im Lebensgetriebe der Organismen spielen die Fermente eine sehr wichtige Rolle und können, wenn sie außerhalb der Zelle ausgeschieden werden, noch nützliche Fernwirkungen ausüben. Von prinzipieller Bedeutung ist, daß einige Fermente auch imstande sind, zusammengesetzte Verbindungen, zumal Eiweißkörper, aus den einfachen Bruchstücken wieder aufzubauen.

Bevor wir die Frage von der chemischen Konstitution des Protoplasmas verlassen, soll noch eine Tatsache von prinzipieller Wichtigkeit betont werden. Bei den Eiweißkörpern der Pflanzensamen hat Osborne festgestellt, daß Pflanzen, die in systematischer Hinsicht einander fernstehen, auch ganz verschiedene Eiweißkörper als Reservestoffe für den wachsenden Embryo in ihren Samen aufgespeichert haben. Nahe verwandte Pflanzenarten haben dagegen auch Sameneiweiße, die sich außerordentlich nahe stehen und nur unbedeutende, häufig kaum nachweisbare Unterschiede in der Zusammensetzung zeigen. Aus den Untersuchungen Osbornes scheint indessen mit Bestimmtheit hervorzugehen, daß zwei verschiedene Pflanzenarten, selbst einer Gattung, niemals identische Sameneiweiße führen. Etwas Analoges zeigen auch die Hämoglobine, indem ihre Kristallformen bei den verschiedenen Tierarten fast immer deutliche Unterschiede zeigen. Inwiefern die biologische Blutserumreaktion, die eine sichere Unterscheidung zwischen allen Tier- und wohl auch Pflanzenarten möglich macht, auf Eiweißkörpern beruht, scheint noch eine offene Frage zu sein. Von großem Interesse ist dagegen, daß nach neueren Untersuchungen eine ausgesprochene Artspezifizität auch bei den Phosphatiden vorhanden ist. Ohne Zweifel erblickt man in diesen Verhältnissen mit Recht ein Zeugnis von der hohen Bedeutung, welche die Eiweißkörper und die Phosphatide für die Lebensvorgänge innerhalb der Zelle besitzen. Andererseits lenkt die Tatsache der stofflichen Artspezifizität den Gedanken auf die intimen Beziehungen, die auch im Reiche der Organismen zwischen Form und Stoff bestehen; in Anbetracht dieser und anderer Erfahrungen kommt es höchst wahrscheinlich vor, daß die morphologischen Unterschiede sowohl zwischen den verschiedenen Organen wie auch zwischen den verschiedenen Pflanzen und Tierarten in letzter Instanz immer auf stofflichen, die Zusammensetzung des Protoplasmas betreffenden Verschiedenheiten beruht. Wenn der Botaniker Reinke auf die Möglichkeit hinweist, daß ebenso wie ein Handwerker aus einem Stoffe z. B. Messing die verschiedensten Geräte anfertigen kann, so hätte es auch die Natur in ihrer Hand, aus einem oder wenigen Stoffen eine unbegrenzte Anzahl organischer Differenzierungen hervorzuzaubern, so liegt in diesem Räsonement ein unerlaubter Anthropomorphismus, weil doch die Wege der Natura naturans, mögen sie uns noch so unbekannt sein, sicher doch ganz andere sind als die Manipulationen eines Handwerkers. Vielmehr spricht alles, was wir in diesem

Punkte wissen, dafür, daß morphologische Verschiedenheiten stets durch stoffliche Verschiedenheiten bedingt werden, was natürlich nicht ausschließt, daß diese Differenzen in der materiellen Struktur auf dynamischem Wege zustandekommen.

Physikalische Eigenschaften des Protoplasmas.

Wenden wir uns jetzt zur Frage von den physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas, so betreten wir ein Gebiet, wo die Ansichten, besonders unter den Zoologen und Tierphysiologen, noch weiter auseinandergehen als in bezug auf die chemische Zusammensetzung der lebendigen Substanz. Und zwar betreffen diese Diskrepanzen nicht nur die feinere mikroskopische und ultramikroskopische Struktur der lebendigen Masse, sondern sie beziehen sich, wie wir sofort hören werden, auch auf so elementare und scheinbar handgreifliche Eigenschaften wie den Aggregatzustand, über dessen flüssige oder feste Beschaffenheit noch immer gestritten wird.

Der Aggregatzustand des Protoplasmas.

Allerdings sind die Botaniker im allgemeinen darüber einig, daß das Cytoplasma der Pflanzenzellen eine flüssige Substanz darstellt, während von den Chloroplasten, der Hautschicht und wohl auch dem Zellkern angenommen wird, daß sie eine mehr oder weniger gelatinöse Konsistenz besitzen. Das Cytoplasma wäre also in diesem Falle nach der jetzt üblichen Nomenklatur als ein Hydrosol, die Chloroplasten und die Hautschicht als Hydrogele zu bezeichnen. Um den Einblick in diese Verhältnisse etwas zu erleichtern, dürfte es angemessen sein, auf einige Tatsachen der physikalischen Chemie zurückzugreifen. (Vgl. den Artikel Ostwald.)

Suspensionen, Kolloide und Kristalloide.

Bekanntlich erscheint gewöhnliche Milch dem unbewaffneten Auge als eine weiße homogene Flüssigkeit; unter dem Mikroskop erblickt man aber in dem scheinbar homogenen Medium eine Unmenge kleinster Kügelchen, die aus Fett bestehen und in der Flüssigkeit schwebend erhalten werden. Ebenso erscheint uns das aus einer Wunde frisch hervorquellende Blut als eine schön rote, durchaus homogene Flüssigkeit, bei genügender Vergrößerung gewahren wir aber auch hier eine Menge fester Partikelchen, eben die roten Blutkörperchen, die in der sonst farblosen Lösung schwebend verteilt, oder wie man sagt, suspendiert sind. Solche Flüssigkeiten werden gewöhnlich Aufschwemmungen oder Suspensionen genannt, und zwar unterscheidet man grobe Suspensionen, wenn die Korngröße der aufgeschwemmten Teile 0,05 mm übersteigt, und feinere Suspensionen mit einer Teilchengröße zwischen 0,001—0,005 mm. Den polaren Gegensatz zu diesen Suspensionen bilden die kristalloiden Lösungen, die durch Auflösung von kristallisierenden Substanzen in Wasser (oder anderen Lösungsmitteln) erhalten werden; bei diesen Flüssigkeiten können wir auch mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Spur von Heterogenität entdecken, vielmehr spricht alles dafür, daß in diesem Falle die aufgelöste Substanz in ihre letzten Bestandteile, die Moleküle, zerfallen ist, die sich in der Flüssigkeit mit großer Geschwindigkeit bewegen. Zwischen diesen beiden Reichen der Suspensionen und den kristalloiden Lösungen liegt ein weites Zwischengebiet, dessen verschiedene Abstufungen mit einem von dem englischen Chemiker

Graham eingeführten Namen als kolloide Lösungen bezeichnet werden. Charakteristisch für die kolloiden Lösungen ist in erster Linie die Teilchengröße der in der Lösung verteilten Substanz; infolgedessen rechnet man zu den kolloiden Lösungen nicht nur solche Flüssigkeiten, wo die dispersen Teilchen durch Vereinigung einer größeren Anzahl einfacher Moleküle zustande gekommen sind, sondern auch z. B. eine Hämoglobinlösung, deren Riesenmoleküle allerdings als solche im Lösungsmittel vorhanden sind, dabei aber so groß sind, daß sie durch die Poren einer Pergamentmembran nicht hindurchgehen können.

Charakteristisch für die kolloiden Substanzen ist nämlich, wie schon Graham Anfang der sechziger Jahre feststellte, daß ihre Teilchen sich in Flüssigkeiten äußerst langsam ausbreiten (diffundieren) und durch Membranen nicht hindurchgehen, während die Kristalloide verhältnismäßig rasch diffundieren und wasserdurchtränkte Membranen (Pergament, Tierblase) leicht passieren. Ferner zeigen die kolloiden Lösungen in hohem Grade die Eigentümlichkeit, den dispersen (gelösten) Stoff auf relativ geringfügige Anlässe (gelinde Erwärmung, Zusatz von kleinen Salz- oder Säuremengen, mechanisches Schütteln usw.) ausfallen zu lassen (Ausflockung, Koagulation). War die ursprüngliche kolloide Lösung eine verdünnte, so findet nur eine Ausflockung von festen Partikelchen statt, die sich allmählich am Boden absetzen, konzentriertere Lösungen erstarren dagegen zu gallertartigen Substanzen, die mit einem auch von Graham eingeführten Namen Hydrogele genannt werden. Unter diesem Namen faßt man aber gegenwärtig ziemlich heterogene Dinge zusammen. Das natürliche Hühnereiweiß stellt ein typisches Hydrosol dar, das beim Erwärmen auf 60° gerinnt, d. h. zu einem gallertartigen Hydrogel erstarrt; läßt man eine gleiche Eiweißlösung bei 30—40° sich durch Entwässerung allmählich verdicken, so erhält man auch eine gallertartige Masse, ein Hydrogel, das aber ganz andere Eigenschaften besitzt als das durch Gerinnung erhaltene. Dieser Unterschied tritt besonders deutlich hervor, wenn man die Eintrocknung der beiden Hydrogele noch weiter treibt; es entstehen dann feste, hornartige Massen, die nach Überführen ins Wasser wieder aufquellen, indem sie Flüssigkeit in ihr Inneres aufnehmen. Hierbei macht sich aber ein tiefgreifender Unterschied geltend, indem das bei niederer Temperatur eingetrocknete Eiweiß zuerst zu einer Gallerte aufquillt, die immer dünnflüssiger, schließlich ganz verflüssigt wird, so daß eine kolloidale Lösung, eben ein Hydrosol, entsteht, während das geronnene Eiweiß Wasser nur bis zu einem gewissen Grade aufnimmt, so daß die gallertartige Konsistenz und damit auch die ursprüngliche Form erhalten bleibt. Man spricht in ersterem Falle von Körpern mit unbegrenzter, in zweitem Falle von Körpern mit begrenzter Quellbarkeit. Allzu scharf ist allerdings diese Grenze nicht, denn die gewöhnliche Gelatine, die sehr ausgeprägte kolloide Eigenschaften besitzt, ist bei gewöhnlicher Zimmertemperatur begrenzt quellbar, so daß ins Wasser gelegte Gelatineplatten zu gallertartigem Gebilde aufquellen, ohne sich zu lösen und mit Erhaltung ihrer ursprünglichen Form; Erwärmen auf 27—30° genügt aber, um die geformten

Hydrosole und Hydrogele.

Begrenzte und unbegrenzte Quellbarkeit.

Gallertplatten in ein formloses, flüssiges Hydrosol zu verwandeln; bei dieser Temperatur ist also die Gelatine unbegrenzt quellbar.

Von prinzipieller Bedeutung ist auch, daß es zwischen den verschiedenen Kolloiden oft zu Wechselwirkungen kommt, so daß sie sich gegenseitig ausflocken oder auch so, daß ein Kolloid das andere gegen die koagulierende Wirkung der Kristalloide schützt. So vermögen eine ganze Reihe organischer Kolloide wie Albumin, Globulin, Gelatine, Gummi usw. anorganische Hydrosole (von Gold, Schwefelarsen, Schwefelantimon) gegen die koagulierenden Einflüsse von Kochsalz zu schützen, und zwar genügen hierzu öfter sehr geringe Quantitäten der „Schutzkolloide". Bemerkenswert ist auch, daß gewisse Kristalloide imstande sind, eine ähnliche Schutzwirkung auszuüben; so wird z. B. Albumin durch Zucker und Mannit gegen die koagulierenden Wirkungen verschiedener Salze geschützt, doch muß der kristalloide Schutzstoff in relativ großen Quantitäten vorhanden sein.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Kolloide, die in diesem Zusammenhang ein gewisses Interesse beansprucht, ist ihre Neigung, auf der Oberfläche der Lösungen feste Häute zu bilden. Die Entstehung dieser Häutchen hat mit chemischen Vorgängen (Oxydationen usw.) nichts zu tun und ist gleichfalls unabhängig von der Verdunstung des Lösungsmittels; wahrscheinlich steht die Erscheinung in Zusammenhang mit der bekannten Tatsache, daß Stoffe, welche die Oberflächenspannung vermindern, sich in der äußersten Schicht der Flüssigkeit ansammeln, was dann bei den Kolloiden schließlich zur Bildung einer festen Haut führen kann. Besonders bei Eiweißkörpern und Peptonen, aber auch bei gewissen Farbstoffen, hat man diese Erscheinung beobachtet, die möglicherweise auch bei der Entstehung protoplasmatischer Grenzschichten eine gewisse Rolle spielt.

Dem Entdecker der Kolloidstoffe erschienen die Unterschiede zwischen Kristalloiden und Kolloiden so durchgreifend, daß er meinte, es handle sich hier im Grunde um zwei verschiedene Welten der Materie. Diese Auffassung ist gegenwärtig nicht mehr haltbar, denn erstens können so ausgeprägte Kolloide wie die Albumine in den schönsten Kristallen und typische Kristalloide wie das Kochsalz in kolloider Form erhalten werden, und zweitens gibt es auch Stoffe, die zwischen Kolloiden und Kristalloiden eine Mittelstellung einnehmen, indem sie z. B. in wässeriger Lösung langsam, aber doch deutlich durch Membranen passieren usw. Zu diesen sog. Semikolloiden rechnet man teils die Abbauprodukte echter Kolloide, z. B. Dextrine und Peptone, teils manche Farbstoffe mit großen Molekülen von komplizierter Zusammensetzung.

Die Kolloide als Baustoffe der Organismen.

Trotzdem steckt in der Auffassung Grahams, nach welcher Kolloide und Kristalloide als zwei verschiedene Welten der Materie erscheinen, ein erklecklicher Wahrheitsgehalt, der vielleicht am einfachsten so ausgedrückt werden kann, daß die Kolloide im Reiche der Organismen dominieren, während dagegen die Kristalloide vorwiegend im Reiche des Anorganischen zu Hause sind. Selbstverständlich erleidet diese Regel ihre Ausnahmen, denn im Erdboden finden sich manche Kolloide und im Zellsaft der Pflanzen manche Kristalloide, teils

gelöst, teils in Form von Kristallen. Immerhin gilt doch im vollen Umfange der Satz, daß alle Lebewesen, Tiere sowohl wie Pflanzen, zum größten Teil aus Kolloiden aufgebaut sind, und daß ohne Kolloide kein Lebewesen möglich ist. Vor allem zeigen die Eiweißkörper und die Phosphatide die spezifischen Eigenschaften des Kolloidzustandes; das Eiweiß, das nach allem, was wir wissen, doch das eigentliche Lebenssubstrat ausmacht, ist sogar, um Zsigmondys Ausdruck zu gebrauchen, ein Kolloid par excellence. Aber auch die höheren Kohlehydrate, welche die pflanzlichen Zellmembranen aufbauen, die Zellulose und die Pectinstoffe, sind typische Kolloide, und das nämliche gilt auch von der Stärke, den Gummiarten, den Dextrinen, den Gerbstoffen, vom Glykogen und unzähligen anderen Stoffen, die im Tier- und Pflanzenreich verbreitet sind. Bemerkenswert ist aber, daß manche Exkrete des Tier- und Pflanzenkörpers typische Kristalloide darstellen, so im Tierreich der Harnstoff, bei den Pflanzen das Kalkoxalat und analoge Verbindungen.

Der Grund der Bevorzugung kolloider Stoffe für den Aufbau der Organismen.

Unter solchen Umständen erhebt sich von selbst die Frage, wieso es kommt, daß die Natur ihre lebendigen Geschöpfe fast ausschließlich aus kolloiden Stoffen aufbaut. Man hat gelegentlich darauf hingewiesen, daß die fein zerteilte Form, worin die kolloide Materie auftritt, die Entfaltung kräftiger Oberflächenwirkungen begünstige: Verdichtungserscheinungen der Gase an festen Oberflächen, die mannigfaltigen Wirkungen der Oberflächenspannung in Flüssigkeitsflächen, die elektrischen, an Oberflächen sich abspielenden Erscheinungen — alle diese Vorgänge würden sich bei den Kolloiden auf Grund ihrer enormen Oberflächenentwicklung mit ungeheurer Intensität geltend machen. Dies Räsonnement ist gewiß ganz richtig, wenn man ein Stück metallisches Gold mit derselben Goldmenge in kolloidem Zustande, als Goldhydrosol, vergleicht; allein wenn es sich beim Aufbau der lebendigen Substanz und der Lebewesen in erster Linie um die größtmögliche Entwicklung innerer Oberflächen handelte, so wäre es kaum einzusehen, warum die Natur nicht einen Schritt weiter getan und die kolloiden Partikelchen in ihre Moleküle aufgelöst hätte. Könnte man z. B. einen Kubikzentimeter trockene Stärke molekular verteilen, d. h. im gewöhnlichen Sinne des Wortes auflösen, so würde die Berührungsfläche der Stärke mit dem Lösungsmittel eine Gesamtoberfläche von mehreren Quadratmetern bilden, aber in 100 ccm einer kristalloiden Zuckerlösung von 10 Volumprozent wäre eine „innere Oberfläche" von ca. 50 ha enthalten. Ein besonderes Streben nach großen Oberflächenwirkungen kann also schwerlich der Grund sein, warum beim Aufbau der Organismen die Kolloide so entschieden vor den Kristalloiden bevorzugt werden. Ebensowenig kann die oft betonte große Reaktionsfähigkeit der Kolloide hier eine besondere Rolle spielen, denn im ganzen sind die Kristalloide nicht weniger reaktionsfähig als die Kolloide, eher dürfte vielleicht das Gegenteil der Fall sein. Hingegen scheinen die Vorgänge, die sich bei der Auflösung der Kristalloide und Kolloide abspielen, einiges Licht auf die uns interessierende Frage zu werfen. Taucht man einen Kristall in sein Lösungsmittel, z. B. Kochsalz oder Kandizucker in Wasser, so bemerkt man, daß der Kristall stets von der Oberfläche

aus Substanz an die umgebende Flüssigkeit abgibt, dabei aber selbst das Lösungsmittel nicht aufnimmt; das ungelöst übrigbleibende Stück besitzt stets die Zusammensetzung des ursprünglichen Kristalls. Ganz anders verhalten sich diejenigen echten Kolloide, die hier in Frage kommen: sie geben Teilchen an die Flüssigkeit ab, aber sie nehmen gleichzeitig Flüssigkeit in ihr Inneres auf, sie quellen, und durchlaufen während dieses Vorganges eine Unzahl von Zwischenstufen zwischen fest und flüssig, für den Fall nämlich, daß sie unter den obwaltenden Umständen unbegrenzt quellbar sind. Manche, besonders in den tierischen Zellen vorkommende Kolloide sind nun offenbar, wie die Gelatine bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, nur begrenzt quellbar, und behalten deshalb, trotz ihres großen Wassergehalts, eine bestimmte Form. Aber auch in manchen Kolloiden, zumal Eiweißkörpern, die in Wasser unbegrenzt quellbar sind, dürfen wir annehmen, daß sie in der lebenden Zelle unter solchen Verhältnissen existieren, daß ihre Quellbarkeit begrenzt ist, womit auch bis zu einem gewissen Grade eine bestimmte Gestalt garantiert ist. Auf diesem Gebiete scheint wenigstens ein guter Teil der biologischen Bedeutung der Kolloide zu liegen. Das materielle Substrat, in dem das Leben sich abspielt, muß eine Struktur besitzen, in der ein überaus lebhafter Stoffumsatz stattfinden kann, deshalb sind feste kristallinische Systeme als Träger des Lebens ausgeschlossen. Aber das Leben ist nicht nur Stoff- und Kraftwechsel, sondern auch Gestalt, beharrende Gestalt, folglich muß die lebendige Substanz Eigenschaften besitzen, die eine morphologische Ausgestaltung ermöglichen, was bei den kristalloiden Lösungen nicht oder doch nur im geringen Grade der Fall ist. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den kolloiden Stoffen, denn diese geben mit dem Lösungsmittel eine Unzahl von Zwischenstufen zwischen fest und flüssig, deren Konsistenz und Stabilität nicht nur von der Menge des Lösungsmittels, sondern auch von manchen anderen Umständen bestimmt werden. So erstarrt z. B. eine flüssige Gelatinelösung bei Abkühlung zu einem begrenzt quellbaren Hydrogel, das durch Temperaturerhöhung unbegrenzt quellbar wird, während ein Eiweißhydrosol durch Temperaturerhöhung zu einem begrenzt quellbaren Hydrogel verwandelt wird. Was in diesen konkreten Fällen durch Temperaturwechsel bewirkt wird, kann natürlich auch durch andere Mittel, z. B. chemische Einwirkungen, zustande kommen. Durch diese Eigenschaften der Kolloide wird es erreicht, daß in der lebenden Zelle alle denkbaren Zwischenstufen zwischen dünnflüssigen Hydrosolen und begrenzt quellbaren Hydrogelen nebeneinander existieren können, und daß außerdem in den verschiedenen Teilen des Protoplasmas ein Wechsel des Aggregatzustandes im bewußten Sinne stattfinden kann. Als ein Spezialfall der letztgenannten Kategorie wäre die Ausbildung fester, aber wieder auflösbarer Membranen auf der Oberfläche kolloider Flüssigkeiten zu erwähnen. Wenn man bedenkt, daß es beim Aufbau der Organismen ganz besonders darauf ankommt, Gebilde zu schaffen, in denen ein reger Stoffwechsel bei Erhaltung der räumlichen Form stattfinden kann, so wird es einigermaßen begreiflich, warum die Natur für diesen Zweck gerade die Kolloide be-

vorzugt hat. In der Tat sehen wir auch, daß in demselben Maße, wie eine funktionelle Arbeitsteilung und eine damit verknüpfte morphologische Differenzierung innerhalb des Protoplasmas durchgeführt wird, eine immer größere Mannigfaltigkeit von kolloiden Zuständen der Materie als organisches Baumaterial zur Verwendung gelangt. Während z. B. eine Amöbe vom physischen Standpunkte als ein homogener Flüssigkeitstropfen erscheint, finden sich schon in den Zellen der höheren Pflanzen gallertartige Gebilde in Form von Chromatophoren und Zellkernen, und bei den freilebenden Euglenen zeigt auch die periphere Plasmaschicht eine festere, gelartige Konsistenz. Noch verwickelter werden die Verhältnisse in den hochdifferenzierten tierischen Zellen, z. B. in den quergestreiften Muskelzellen, deren Gesamtinhalt nach Overton ein heterogenes System darstellt, „dessen einzelne Phasen aus verschiedenen gequollenen Proteinen und Proteiden, aus den Zellenlipoiden (Cholesterin-Lecithin-Gemischen) und anderen Körpern verschiedener Quellbarkeit neben (ob in allen Fällen?) einer echten wässerigen Lösung bestehen".

Mit diesen Ausführungen erledigt sich, soweit sie uns interessiert, die alte Streitfrage, ob das Protoplasma flüssigen oder festen Aggregatzustand besitze. Hingegen tritt jetzt eine andere Frage in den Vordergrund, die nämlich, ob die verschiedenen Sole und Gele, aus denen die protoplastischen Gebilde aufgebaut sind, eine feinere, aber mikroskopisch bzw. ultramikroskopisch sichtbare Struktur besitzen. Im allgemeinen wird diese Frage gegenwärtig bejaht, doch gehen die Ansichten über die nähere Beschaffenheit dieser Strukturen ziemlich weit auseinander. Es sind auf diesem Gebiete hauptsächlich drei verschiedene Auffassungen[1]), die sich noch das Terrain streitig machen: die Altmannsche Granulatheorie, die Flemmingsche Filartheorie und die Bütschlische Wabentheorie. Als ein Bindeglied zwischen diesen auf mikroskopisch sichtbaren (oder vermeintlich sichtbaren) Strukturverhältnissen fußenden Auffassungen und den in einem folgenden Kapitel näher zu besprechenden Theorien von der unsichtbaren Elementarstruktur des Protoplasmas kommt noch die Micellartheorie Nägelis, die ursprünglich aus rein theoretischen Erwägungen hervorgegangen ist, in jüngster Zeit aber durch auf ultramikroskopischem Wege gewonnene Erfahrungen in die Sphäre der Empirie gerückt wurde.

Die feinere Struktur der lebendigen Substanz.

Das Wesentliche in jeder dieser Theorien kommt schon durch den betreffenden Namen zum Ausdruck. Nach der Flemmingschen Filartheorie soll das Protoplasma vorwiegend eine fibrilläre Struktur besitzen, nach der Granulatheorie soll dasselbe aus kleinen Körnchen bestehen, welche die eigentlichen Lebenseinheiten darstellen, und die in einer von Altmann ursprünglich als leblos gedachten Zwischensubstanz eingebettet sind; nach der Theorie von Bütschli soll das Plasma einen wabigen Bau besitzen, oder deutlicher ausgedrückt: die plasmatische Grundmasse soll bestehen aus einer ungeheuren

1) In diesem Zusammenhange werden nur diejenigen Ansichten berücksichtigt, die sich — wenigstens vorwiegend — auf direkte Beobachtungen stützen; von den theoretischen Spekulationen über die unsichtbare Struktur des Protoplasmas soll im folgenden die Rede sein.

Menge äußerst feiner, fast an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegender Vakuolen, die so dicht aneinander gedrängt sind, daß ihre Wände nur dünne Lamellen bilden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß jeder von diesen Theorien ein gewisser Wahrheitsgehalt innewohnt, insofern fibrilläre, granuläre und wabige Protoplasmastrukturen in konkreten Fällen tatsächlich vorhanden sind; das bedenkliche fängt nur an, wenn man aus derartigen Vorkommnissen den Schluß zieht, die betreffende Struktur sei eine allgemeine Eigenschaft der lebendigen Substanz, eine protoplasmatische Struktur κατ' ἐξοχήν. Hand in Hand mit diesem überspannten Hang zum Generalisieren geht dann meistens auch die Neigung, die verschiedensten Strukturen, seien es nun Artefakte oder Gebilde von ganz andersgeartetem Typus, in die betreffende Kategorie hineinzudeuten.

Die Wabentheorie.

Der verhältnismäßig größten Anerkennung erfreut sich, und zweifelsohne mit Recht, die Wabentheorie von Bütschli, die noch an Bedeutung gewonnen, nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Anschauungen Bütschlis in wesentlichen Punkten durch die Erfahrungen der modernen Kolloidchemie gestützt werden. Ein näheres Eingehen auf das reiche Tatsachenmaterial, das der Bütschlischen Theorie zugrunde liegt, kann hier nicht in Frage kommen. Es mag nur hervorgehoben werden, daß Bütschli einerseits, wie auch die Urheber der Filar- und Granulatheorien getan haben, die betreffenden Strukturen bei einer sehr großen Anzahl Tier- und Pflanzenzellen konstatiert hat, anderseits auch ganz ähnliche Strukturen außerhalb der Organismen künstlich hervorgerufen hat. Bütschli benutzte zu diesen Versuchen Öl, das mit Pottasche oder Rohrzucker sehr fein verrieben war; wurden kleine Tröpfchen von diesem Ölbrei in Wasser gebracht, so nahmen sie sofort eine äußerst feinschaumige Struktur an, wobei die Wabenwände aus Öl, die Vakuolen aus wässeriger Pottasche bzw. Zuckerlösung bestanden. Die Ähnlichkeit dieser künstlichen Schaumstrukturen mit gewissen Protoplasmastrukturen ist, wie aus den nebenstehenden Abbildungen hervorgeht, eine sehr frappante, und es gelang Bütschli in dieser Weise der Nachweis, daß manche mikroskopische Bilder, die man früher als Beweise einer Netzstruktur im Protoplasma aufgefaßt hatte, in der Tat Wabenstrukturen darstellen. Außerdem hat Bütschli nachgewiesen, daß eine ganze Reihe organischer Hydrosole, wie Eiweiß, arabisches Gummi, Gelatine usw., wenn sie durch Hitze oder Fällungsmittel zum Gerinnen gebracht werden, deutliche Wabenstrukturen erkennen lassen, von denen er annimmt, daß sie auch vor der Gerinnung präformiert vorhanden waren, obwohl sie erst durch diesen Vorgang bis zu mikroskopischer Sichtbarkeit verdeutlicht wurden.

Unabhängig von Bütschli, aber ungefähr gleichzeitig mit ihm war van Bemmelen durch seine kolloidchemischen Studien zu der Auffassung gekommen, daß jedes Gel eine Kombination zweier verschiedener Lösungen darstellt, die sich unter bestimmten Bedingungen derart verteilt haben, daß die substanzreichere Lösung die Wabenwände, die wasserreichere Lösung den Wabeninhalt bildet. Die Auffassung von van Bemmelen scheint gegenwärtig unter den Kolloidchemikern zahlreiche Anhänger zu haben, unter denen Wo. Ostwald, Plagmeier, Bechhold u. a. zu nennen wären.

Einwände gegen die Wabentheorie.

Allerdings haben die neuesten Untersuchungen von Zsigmondy und seinen Schülern die Gültigkeit der Bütschlischen Wabentheorie für die Gallerten der Gelatine, des Agar-Agar und der Kieselsäure sehr in Frage gestellt. So wird von dieser Seite behauptet, daß die Gelatine bei der Behandlung mit Alkohol, Chromsäure usw. wesentlich verändert wird, und daß folglich die durch Ein-

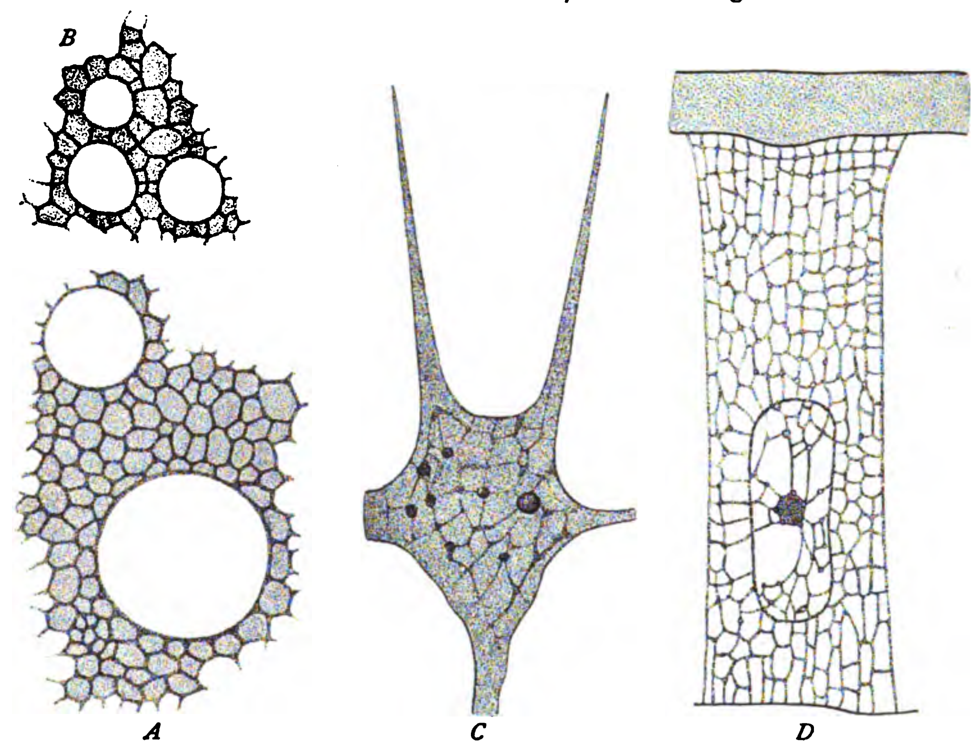


Fig 10. *A* Schaumstruktur im intrakapsulären Protaplasma von Thalassicolla nucleata. *B* Schaum aus Olivenöl und Rohrzucker. *C* Protoplasmastruktur auf einer Pseudopodienausbreitung einer Foraminiferenzelle (Miliola). *D* Protaplasmastruktur einer Epidermiszelle des Regenwurms. Nach BÜTSCHLI.

wirkung von Reagenzien auf wässerige Gelatine erzielten Strukturen Kunstprodukte darstellen, die mit der wirklichen Struktur der wässerigen Gallerte nichts zu tun haben. Ebenso haben die ultramikroskopischen Untersuchungen gezeigt, daß bei verdünnten, etwa 0,5- bis 1 prozentigen wässerigen Gallerten (ohne Alkoholzusatz) eine deutliche Struktur wahrnehmbar ist, allein diese ist keine Wabenstruktur, sondern besteht aus flockigen Anhäufungen, die öfter unregelmäßige Gestalt besitzen und sich zu größeren flockenartigen Gebilden gruppieren. Die ultramikroskopischen Untersuchungen dieser Gele sprechen nach Zsigmondys Ansicht vielmehr zugunsten der Nägelischen Theorie der quellbaren Körper. Bei der kolloiden Auflösung zerfallen nach Nägeli die Kolloide nicht in einzelne Moleküle, sondern in die eben genannten Molekularkomplexe, die Mizellen, was auch durch die ultramikroskopische Beobachtung bestätigt wird.

Nun betont aber Zsigmondy selbst, daß seine an Gelatine, Agar und gewissen Seifen gewonnenen Erfahrungen keineswegs eine Verallgemeinerung erlauben in dem Sinne, daß die Wabentheorie überhaupt falsch sei; im Gegenteil

hält er es für wahrscheinlich, daß bei der in jüngster Zeit erwiesenen Mannigfaltigkeit der Gallertstrukturen auch echte Wabenstrukturen des öfteren auftreten können. Ohne Frage kommt dies in vielen Fällen vor, wo es sich um Gemische verschiedener wasserlöslicher Kolloide handelt. Schon vor einigen Jahren hat Beijerinck die interessante Beobachtung gemacht, daß, wenn man nicht allzusehr verdünnte Lösungen von Agar und Gelatine in heißem Wasser, z. B. eine 10prozentige Gelatine und eine 2prozentige Agarlösung zu vermischen versucht, dieses trotz längeren Schüttelns niemals gelingt, sondern daß diejenige Lösung, wovon man die geringste Quantität verwendet hat, als kleine, mikroskopisch nachweisbare Tröpfchen schwebend verbleibt, in dem größeren Volumen der zweiten Lösung. Beim Erstarren wird dieser Zustand im Gel erhalten, ist dann aber etwas schwieriger zu beobachten, weil das Lichtbrechungsvermögen beider Körper nur wenig verschieden ist. Verwendet man dagegen anstatt Agar eine 10prozentige Stärkelösung, welche in einer 10prozentigen Gelatinelösung aufgeschüttelt wird, so wird die Erscheinung noch deutlicher und kann zur Herstellung eines künstlichen Zellgewebes verwendet werden, worin der Zellinhalt aus Stärke, die Zellwände aus Gelatine bestehen, oder umgekehrt, je nach dem wenig Stärkelösung und viel Gelatine oder viel Stärke und wenig Gelatinelösung vermischt werden. Vermittels der Jodreaktion läßt sich feststellen, daß die Gelatinelösung zwischen den Stärketröpfchen eine schwach blaue Färbung annimmt, so daß eine Spur Stärke als wirklich aufgelöst zu betrachten ist. Umgekehrt enthalten die Stärketröpfchen auch ein wenig Gelatine in „wirklicher“ Lösung.

Wabenstruktur in flüssigen Kolloidgemischen.

Außer diesen Eigentümlichkeiten morphologischer Art zeigen derartige Emulsionen auch andere Verhältnisse, die biologisches Interesse besitzen, und die besonders deutlich an Emulsionen von Wasser und fettartigen Substanzen zum Vorschein treten. Bekanntlich ist Milch eine Emulsion, worin die disperse Phase aus Fettkügelchen, das Dispersoid aus Wasser besteht, während umgekehrt bei der Butter die Waben aus Fett (Öl), die Hohlräume aus Wasser bestehen. Stellen wir uns vor, daß die Fettkügelchen (das Öl) in der Milch allmählich an Größe zunehmen, so wird schließlich der kritische Punkt erreicht, wo ein Umschlag stattfindet, so daß eine Emulsion von Wasser in Öl zustande kommt; umgekehrt kann bei der Butter durch Wasserzusatz ein kritischer Punkt erreicht werden, wo ein Umschlag von Wasser-in-Öl zu Öl-in-Wasser stattfindet. Bemerkenswert ist nun, daß nach den Untersuchungen von Wo. Ostwald diese zwei Punkte nicht aufeinander fallen, sondern daß es ein weites Grenzgebiet gibt, wo beide Zustände möglich sind, und zwar liegt dies kritische Gebiet zwischen 74 und 26 Prozent der einen Lösung, umfaßt also etwa 50 Prozent aller möglichen Gemische. Bei jeder in dieses Gebiet fallenden kritischen Zusammensetzung kann man, je nachdem das Gefäß zuerst mit Öl, oder zuerst mit Wasser benetzt wurde, Emulsionen von gleicher prozentualer Zusammensetzung, aber mit ganz verschiedenen Eigenschaften erhalten. So ist z. B. die Emulsion von Olivenöl in schwach alkalischem Wasser, wo also das Wasser die geschlossene Phase (die Waben), das

Umschlagserscheinungen bei Emulsionen.

Öl die disperse Phase (die Vakuolen) bildet, eine viskose, rahmartig weiße Emulsion, die so zähe ist, daß sie kaum mehr als eine Flüssigkeit anzusehen ist, während die entsprechende Konstellation von Wasser in Öl eine leichtflüssige gelbe Emulsion darstellt. Robertson hat auch darauf aufmerksam gemacht, wie grundverschieden diese beiden Arten von Emulsionen sich in bezug auf die Aufnahmefähigkeit von anderen Verbindungen verhalten. Bringt man z. B. einige Körner von dem roten Farbstoff Sudan III, der in Wasser unlöslich, in Öl aber leichtlöslich ist, an die Oberfläche einer Emulsion von Wasser in Öl, dann verbreitet sich der Farbstoff sehr schnell über die ganze Oberfläche, und dringt auch in die Tiefe hinein. Streut man dagegen den Farbstoff auf eine Emulsion von Öl in Wasser, dann bleibt die Färbung auf die Öltröpfchen beschränkt, mit denen die Körner des Farbstoffs in direktem Kontakt sind, da sie sich ja wegen der zwischen den Tröpfchen befindlichen Wasserwaben nicht auf die benachbarten Tröpfchen ausbreiten kann. Denken wir uns eine Membran, die aus einer Emulsion von Wasser in Öl besteht, so wäre eine solche permeabel für alle in Öl lösliche, impermeabel dagegen für alle in Öl unlösliche Stoffe; fände nun ein Umschlag statt, so würde mit einmal die Permeabilität eine ganz andere werden, indem jetzt alle wasserlöslichen Stoffe passieren würden, während dagegen allen im Wasser unlöslichen Verbindungen der Weg gesperrt sein würde.

Wabenstruktur im Protoplasma.

Da die lebendige Substanz aus einem sol- oder gelartigen Gemisch von den verschiedensten Kolloidstoffen besteht, unter denen Eiweißkörper und Phosphatide die Hauptrolle spielen, so erscheint es von vornherein recht wahrscheinlich, daß im Protoplasma Wabenstrukturen auftreten sollen. Wenn wir von denjenigen der diesbezüglichenAngaben absehen, die sich auf fixierte Zellen beziehen, wo immer die Möglichkeit eines Artefaktes vorliegt, so sind es in erster Linie die Protozoen, bei denen man im lebenden Plasma besonders schöne Wabenstrukturen hat konstatieren können. Daß der wabige Bau des Protoplasmas auch sonst im Tier- und Pflanzenreiche eine weite Verbreitung besitzt, erscheint recht wohl möglich, ja sogar wahrscheinlich; insbesondere geht aus den Versuchen und Überlegungen Rhumblers klar hervor, daß die Annahme einer alveolaren Struktur im Protoplasma am besten den am lebenden Zellinhalte zu betrachtenden Tatsachen entspricht. Auch Pfeffer, der den Versuchen und Beobachtungen Rhumblers keine absolut zwingende Beweiskraft zuerkennt, hält es doch für sehr wahrscheinlich, daß der Wabenbau im tierischen und pflanzlichen Protoplasma eine weite Verbreitung hat. Daß eine solche Schaumstruktur in manchen Fällen mikroskopisch nicht festzustellen ist, fällt wenig ins Gewicht, da die Wabengröße öfter gerade an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegt, so daß eine ganz geringe Größenabnahme zur Unsichtbarkeit führt; bei den ultramikroskopischen Untersuchungen des Protoplasmas machen sich häufig störende Momente geltend; so ist es z. B. infolge der optischen Beschaffenheit der Zellmembran nicht möglich, den Zellinhalt einer Bakterie ultramikroskopisch zu untersuchen. Allerdings sind in gewissen Fällen gerade bei den Bakterien auf mikroskopischem Wege sehr schöne Wabenstrukturen festgestellt worden.

Die physiologische Bedeutung des Wabenbaus liegt offenbar einesteils darin, daß eine sehr große Oberflächenentwicklung zustande kommt, anderseits darin, daß die Wabenwände als kolloidale Trennungsmembranen funktionieren, durch welche eine räumliche Separation der zahlreichen gleichzeitig im Protoplasma nebeneinander verlaufenden chemischen Prozesse ermöglicht wird. Tatsächlich haben auch die Untersuchungen Liesegangs das überraschende Resultat ergeben, daß in gallertartigen Substraten (Hydrogelen) saure und alkalische Reaktion nebeneinander bestehen können, ohne daß eine besondere semipermeable Membran nötig wäre; demnach würden z. B. die organischen Säuren und die sauren Salze sehr wohl als solche im Plasma existieren können, bevor sie in den Zellsaft hinausbefördert werden. Schließlich ist der Wabenbau nach Pfeffers Ansicht insofern von Bedeutung, als dadurch eine ziemlich feste Konsistenz mit relativ geringem Materialaufwand ermöglicht wird.

Physiologische Bedeutung der Wabenstruktur.

Auch mit Rücksicht auf die Eigenschaften der äußersten Plasmaschicht (des Hyaloplasmas) würde die Annahme eines wabigen Baues vielleicht über gewisse Schwierigkeiten hinweghelfen. Durch die grundlegenden Untersuchungen Pfeffers (Osmotische Untersuchungen 1877) wurde festgestellt, daß die Plasmahaut eine semipermeable (halbdurchdringliche) Wand darstellt, die im lebenden Zustande für gewisse Stoffe, z. B. Wasser, sehr verdünnte Säuren und Alkalien usw. durchlässig ist, während andere Stoffe wie die Neutralsalze und die Zuckerarten entweder gar nicht oder doch nur sehr langsam durchgelassen werden. Noch ein sehr wichtiger Schritt wurde getan, als Pfeffer in seinen „Untersuchungen über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen" den Nachweis erbrachte, daß eine ganze Reihe von basischen Farbstoffen, z. B. Methylenblau, Methylgrün, Bismarckblau usw. sehr leicht durch die lebende Plasmahaut hindurchgehen; inzwischen war auch von anderer Seite für Harnstoff und Glyzerin ein langsames Eindringen nachgewiesen worden. Systematisch wurden die Permeabilitätsverhältnisse des lebenden Protoplasmas, namentlich für organische Verbindungen, von Overton in einer Reihe von ausgezeichneten Arbeiten untersucht. Dabei stellte es sich heraus, daß es unter diesen Verbindungen fast alle denkbaren Übergänge gibt zwischen solchen Verbindungen, die fast momentan durch das lebende Plasma in den Zellsaft gelangen, und solchen Verbindungen, die selbst nach 48 Stunden nicht in merklicher Menge in den Zellsaft übergetreten sind. Ferner machte Overton die wichtige Entdeckung, daß alle Verbindungen, die neben einer merklichen Löslichkeit in Wasser sich in Äther, Benzol und fetten Ölen leicht lösen, in alle lebenden Zellen äußerst rasch eindringen, daß aber solche Stoffe, die in den genannten organischen Lösungsmitteln schwer löslich oder unlöslich sind, entweder sehr langsam oder auch gar nicht in die lebende Zelle Eingang finden. Diese ungleiche Durchlässigkeit der lebenden Plasmahaut für verschiedene Verbindungen erklärt Overton durch die Annahme, daß die Plasmahäute durch Stoffe von ähnlichem Lösungsvermögen wie Äther, Olivenöl usw. imprägniert sind; unter solchen Substanzen, die zu den imprägnierenden Stoffen gehören könnten, kommen nach Overtons Ansicht in erster Linie Lecithin

Die Plasmahaut als semipermeable Membran.

Die Lipoidtheorie.

und Cholesterin in Betracht, einerseits weil sie allgemeine Bestandteile des Protoplasmas sind, anderseits, weil ihnen gewisse Eigenschaften bezüglich des Lösungsvermögens zukommen, die den echten Fetten abgehen, die aber zur Erklärung der tatsächlichen Durchlässigkeitsverhältnisse der Zellen unentbehrlich sind. Lecithin und Cholesterin besitzen nämlich im Gegensatz zu den fetten Ölen ein sehr großes Lösungsvermögen für die Salze der basischen Anilinfarben, die, wie wir schon gehört haben, sehr leicht durch die lebende Plasmahaut eindringen, anderseits löst sich in Lecithin eine bedeutende Menge Wasser, was die leichte Durchlässigkeit der meisten Protoplasten für Wassermoleküle erklären würde. Übrigens hält es Overton nicht für wahrscheinlich, daß die imprägnierenden Substanzen der Plasmahaut immer die absolut gleiche Zusammensetzung haben, wenn auch die diesbezüglichen Variationen bei verschiedenen Zellarten sich innerhalb relativ enger Grenzen bewegen dürften.

Diese Theorie von der Beschaffenheit der Plasmamembran, die gewöhnlich als die Overtonsche Lipoidtheorie bezeichnet wird, weicht also erheblich von der älteren Anschauung von Pfeffer ab, nach welcher Proteinstoffe an der Konstitution der Plasmahaut mindestens einen wesentlichen Anteil haben. Dafür spricht nach Pfeffer das Erstarren mit verdünnter Säure, mit Quecksilberchlorid, Jod usw., ferner der Umstand, daß die Plasmahaut ohne Verlust der Kontinuität mehr und mehr permeabel wird, also Veränderungen erfährt, die mit der Gerinnung oder Fixierung von Eiweißkörpern wohl verträglich sind. Pfeffer hat dann auch gegen die Lipoidtheorie, und zwar zu einer Zeit, als sich dieselbe einer allgemeineren Zustimmung erfreute, als es jetzt der Fall ist, gewisse Bedenken geäußert, die hauptsächlich darauf hinauslaufen, daß die Overtonsche Theorie von den verschiedenen Modalitäten nur einen speziellen Fall herausgreift, und daß, selbst wenn die Imprägnierung mit Lipoiden (Lecithin, Cholesterin) eine ausgedehnte Rolle spielen sollte, die Aufgaben doch schon deshalb nicht allein von der Löslichkeit in ölartigen Stoffen abhängen kann, weil nachweislich Eiweißkörper oder doch andere Stoffe hervorragend an dem Aufbau der Plasmahaut beteiligt sind. Pfeffer drückt bei dieser Gelegenheit noch die Vermutung aus, daß ein näheres Studium sicherlich zeigen wird, daß viele Stoffe leicht passieren, die in den fettartigen Stoffen nicht oder doch nur im geringen Grade löslich sind, und daß mit der Löslichkeit in diesen Stoffen nicht immer ein leichtes Eindringen in den Protoplasten verknüpft ist. Diese Vermutung Pfeffers ist, wie so manche andere Weissagungen des großen Physiologen, später in Erfüllung gegangen, indem durch die Untersuchungen anderer Forscher (Nathansohn, Küster, Ruhland, Lepeschkin) eine nicht unbeträchtliche Anzahl Verbindungen bekannt geworden sind, die sich anscheinend nicht in das Schema der Lipoidtheorie hineinfügen. In Übereinstimmung mit diesen neuen Befunden hat denn auch die Lipoidtheorie von anderen Seiten eingehende Umformungen erfahren, die gewissermaßen Kompromisse zwischen der älteren Anschauung von Pfeffer und der Overtonschen Auffassung darstellen. So nimmt Nathansohn an, daß die Plasmahaut eine Art Mosaik sei, in welchem ein Teil der Baustein-

chen aus dem unquellbaren, für Wasser also impermeablen, aber ölartigen (lipoiden) Cholesterin, und der andere Teil aus einem protoplasmatischen Material besteht. Czapek ist auf Grund neuerer Untersuchungen zu der Auffassung gekommen, daß die Plasmahaut eine äußerst feine Fettemulsion (vielleicht aus Oleaten) darstellt, welche für Wasser und darin gelöste Stoffe sehr durchlässig ist, da die Flüssigkeit zwischen den emulgierten Fettröpfchen aus Hydrosolen, vor allem aus Eiweiß besteht. Einen Kompromiß von mehr chemischer Art repräsentiert die Ansicht von Lepeschkin, nach welcher die Hautschicht vorwiegend aus lockeren Lecithin-Albuminverbindungen aufgebaut sein soll, während Ruhland, der schon früher gegen die Lipoidtheorie Stellung genommen hat, aus seinen jüngsten Untersuchungen, die auf alle Fälle die größte Beachtung verdienen, den Schluß zieht, daß für die Aufnehmbarkeit der Kolloidstoffe in die lebende Pflanzenzelle nicht die Lipoidlöslichkeit, die Dialyse in Wasser oder das Molekulargewicht, sondern lediglich die Beweglichkeit der kolloiden Teilchen in konzentrierten, d. h. engporigen Gelen, einen genaueren Maßstab bietet. Die Plasmahaut verhält sich also nach Ruhland gegenüber Kolloiden (nicht aber gegen Elektrolyten) wie ein „Ultrafilter", das nur kolloide Teichen von einer gewissen Größe passieren läßt. — Auch Höber, der sonst die unbestrittenen Vorzüge der Lipoidtheorie mit besonderem Nachdruck hervorhebt, betont angesichts der besonders in jüngster Zeit entdeckten Permeabilitätsänderungen des Protoplasmas, daß die Plasmahaut mehr sein muß als eine einfache Lipoidhaut, weil sonst die komplizierten Regulationserscheinungen undenkbar wären.

Es ist hier nicht der Ort, in diesen schwierigen Fragen, wo die Ansichten hervorragender Forscher einander fast diametral gegenüberstehen, Partei zu ergreifen. Nur einige Momente, die von prinzipieller Bedeutung sind, die aber in den einschlägigen Diskussionen vielleicht nicht immer die gehörige Beachtung fanden, sollen hier kurz besprochen werden.

Aktive und passive Stoffaufnahme durch die Plasmahaut.

In seinen Untersuchungen über die Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Pflanzenzellen macht Pfeffer darauf aufmerksam, daß das Eindringen und die Speicherung von Methylenblau und, soweit untersucht, auch von Methylviolett, auch dann erfolgt, wenn zuvor die normale Lebenstätigkeit durch Abkühlung auf 0°, oder durch Erwärmen auf 42°, oder durch Entziehung des Sauerstoffs, oder durch Chloroformieren sistiert ist. Diese Erfahrungen sind, wie Pfeffer betont, von fundamentaler Bedeutung für die Erklärung der Aufnahme und der Speicherung der Farbstoffe, denn es ist damit erwiesen, daß die Aufnahme in diesem Falle nicht von einer Mitwirkung der Lebenstätigkeit abhängt, sondern nach den auch für tote Massen gültigen Gesetzen aus der Wechselwirkung zwischen der Hautschicht und den an diese anprallenden gelösten Farbstoffmolekülen entspringt. Dagegen ist die Aufnahme von Zucker unzweifelhaft ein Vorgang, der von der aktiven Lebenstätigkeit des Protoplasmas direkt abhängig ist, und dasselbe dürfte nach Pfeffers Ansicht im allgemeinen der Fall sein, wenn es sich um Aufnahme von Nährstoffen handelt. Es ist nun wohl zu beachten, daß Overton immer

ausdrücklich betont hat, daß die Lipoidlöslichkeit nur bei der passiven, unabhängig von der Lebenstätigkeit der Zelle stattfindenden Stoffaufnahme entscheidend ist, keineswegs aber für die aktive Stoffaufnahme, bei welcher der Protoplast aktiv eingreift, sei es durch Permeabilitätsänderungen, sei es durch an der Grenzschicht bewirkte chemische Umwandlungen des aufzunehmenden Körpers. Selbstverständlich kann es in konkreten Fällen sehr schwer sein zu entscheiden, welche Art von Aufnahme stattgefunden hat, allein prinzipiell muß dieser Unterschied ohne Vorbehalt zugegeben werden. Ausgeschlossen ist es auch nicht, daß bestimmte Verbindungen, die als Nährstoffe bedeutungslos oder sogar schädlich sind, das Protoplasma trotzdem zur aktiven Aufnahme reizen können; sehen wir doch, daß z. B. die Bakterien nicht nur von Nährstoffen, sondern auch von ganz nutzlosen Verbindungen wie Anilinblau und Indigcarmin, ja sogar durch starke Gifte wie Chlorbarium und Sublimat zu energischen positiv-chemotaktischen Bewegungen gereizt werden. Overton hat also selbst die begrenzte Gültigkeitssphäre seiner Theorie durchaus anerkannt, und es erscheint unter solchen Umständen ungerecht, an die Theorie Ansprüche zu stellen, die ihr Urheber selbst ablehnen würde.

Ferner ist zu bemerken, daß Overton keineswegs behauptet, die Plasmahaut bestehe aus einem Cholesterin-Lecithingemisch; vielmehr spricht er konsequent von Lipoidstoffen, welche die Plasmahaut imprägnieren. Daraus geht deutlich hervor, daß auch nach Overtons Ansicht die Plasmahaut mehr ist als eine einfache Lipoidhaut. Denken wir uns aber ein Eiweißhydrosol bzw. ein Eiweißhydrogel, das mit einem Lecithin-Cholesteringemisch imprägniert ist, so können wir uns dies kaum anders vorstellen als in Form einer Emulsion, wo je nach der Konzentration das Lipoidgemisch oder das Eiweißhydrosol die geschlossene Phase (die Wabenwände) bilden und demgemäß auch die Permeabilität der Hautschicht bestimmen wird. Durch Vermehrung oder Verminderung des einen Bestandteiles würde dann der Protoplast erreichen können, daß die früher geschlossene Phase auf die Wabenräume verteilt würde, womit schon eine durchgreifende Permeabilitätsänderung gegeben wäre. Würden die Mengenverhältnisse der beiden Komponenten solche sein, daß sich das ganze System innerhalb des kritischen Grenzgebietes (vgl. S. 249) befände, so wären vielleicht nicht einmal quantitative Schwankungen in der Zusammensetzung notwendig, um einen „Umschlag“ mit der daraus resultierenden Permeabilitätsänderung herbeizuführen. Es verbietet sich von selbst, diesen übrigens durchaus hypothetischen Gedankengang hier weiter auszuspinnen, es sollte nur an einem konkreten Bilde gezeigt werden, wie man sich ohne Heranziehung mystischer Vitalkräfte das Zustandekommen einer derartigen Permeabilitätsänderung vorstellen kann.

Sehen wir von allen hypothetischen Erklärungsversuchen ab, so bleibt als Hauptresultat der Overtonschen Untersuchungen die überaus wichtige Tatsache bestehen, daß alle lebenden Tier- und Pflanzenzellen gegenüber gelösten Stoffen annähernd dieselbe Permeabilität besitzen. Überblickt man nun die lange Reihe der Verbindungen, die nach Overtons Untersuchungen besonders

leicht in die Zelle eindringen, so treffen wir hier, außer den schon erwähnten Anilinfarben, eine ganze Menge von Stoffen, die teilweise schon lange als Betäubungs- und Berauschungsmittel bekannt sind. Der gewöhnliche Alkohol, der Holzgeist, der Äthyläther, Chloral, Chloroform, die Aldehyde und Ketone — das alles sind Verbindungen, die überaus rasch durch die lebende Plasmahaut passieren, und deren Wirkungen als Narkotika und Anästhetika sich besonders kräftig manifestieren, die aber als Nährstoffe entweder gar nicht oder doch nur in geringem Grade in Betracht kommen. Durchmustert man dagegen die Verbindungen, für welche die Zellen sich relativ impermeabel zeigen, so stößt man auf Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker und andere Kohlenhydrate, man stößt auf die Eiweißkörper und ihre Spaltungsprodukte, die Aminosäuren und Säureamide, auf die Salze der organischen Säuren, auf die neutralen Alkali- und Erdalkalisalze, kurz lauter Stoffe, welche als Nährstoffe den Zellen von außen zugeführt werden, und welche sich innerhalb der Zellen selbst vorfinden. Wir stehen also hier, wie Höber in einer geistvollen Darstellung ausgeführt hat, vor einem beim ersten Blicke recht paradoxen Tatbestand: was die Zelle nicht braucht, läßt sie ein, was sie braucht, wehrt sie ab. Das Paradoxe an der Sache schwindet aber, wenn man bedenkt, erstens daß es sich hier vorwiegend um passive unabhängig von den vitalen Funktionen stattfindende Stoffaufnahme handelt, und zweitens, daß mit einer ausgeprägten Durchlässigkeit der Plasmamembran für Nährstoffe wahrscheinlich auch ein ebenso leichter Austritt dieser Stoffe verbunden wäre, so daß die Existenz der Zelle als ein geschlossenes chemisches System einfach unmöglich sein würde. Demgemäß werden die Nährstoffe, wie wir schon gehört haben, vorwiegend durch die aktive Lebenstätigkeit aufgenommen, während von den Abfallstoffen in manchen Fällen das Umgekehrte gilt. So nimmt z. B. die Hefezelle aus einer zuckerhaltigen Nährlösung den Zucker durch aktive Stoffaufnahme in Beschlag, während dagegen der bei der Gärung gebildete Alkohol ohne vitale Beihilfe in die Umgebung hinausdiffundiert ist. Allzu schematisch darf man indessen diese Verhältnisse nicht auffassen, denn nach den Untersuchungen Wächters treten aus den zuckerreichen Zwiebelzellen erhebliche Mengen Zucker heraus, wenn sie in reines Wasser gelegt werden.

Die Semipermeabilität der Plasmahaut in ihrer Bedeutung für den Zellturgor.

Außer für den Stoffaustausch ist die Semipermeabilität (Halbdurchdringlichkeit) der Plasmahaut von größter Bedeutung für das Zustandekommen einer Erscheinung, die man mit einem von Dutrochet eingeführten Ausdruck Turgor nennt. Man versteht unter Turgor in erster Linie den Druck, welcher in Pflanzenzellen durch den Zellsaft auf den Plasmaschlauch und die Zellwand ausgeübt wird, und durch welchen letztere in einem Zustand von gedehnter Spannung gehalten wird. Dieser vom Zellsaft ausgeübte Druck erreicht in den Pflanzenzellen oft erstaunend hohe Beträge, in gewöhnlichen Blattzellen z. B. oft 10—20 Atmosphären, so daß es zunächst als ein physikalisches Rätsel erscheint, wie der Zellsaft, diese leblose Flüssigkeit, zu solchen Leistungen befähigt wird. In der Tat waren die von den Pflanzenphysiologen in den vegetabilischen Zellen konstatierten Druckhöhen den Physikern durchaus rätsel-

haft, bis die wahre Sachlage durch Pfeffers „Osmotische Untersuchungen" klargestellt wurde. Um diese Verhältnisse etwas anschaulicher zu machen, wird es zweckmäßig sein, auf einige physikalische Erscheinungen zurückzugreifen. Hat man in einem Gefäß eine starke Kochsalzlösung und schichtet man über diese Lösung vorsichtig reines Wasser, so findet man, daß zwischen den beiden Flüssigkeitsschichten ein Austausch stattfindet, indem Kochsalzteile in die obere Wasserschicht hineinwandern, und reines Wasser umgekehrt in die Salzlösung eindringt. Dieser Ausgleichsprozeß dauert solange fort, bis die ganze ursprünglich zweischichtige Flüssigkeit in ein homogenes Medium — eine verdünnte Salzlösung — verwandelt worden ist. Stellen wir uns jetzt vor, daß die beiden mischbaren Lösungen durch eine semipermeable Wand getrennt sind, was wir leicht erreichen können, wenn wir die Salzlösung in eine Schweinsblase hineingießen, die dann fest zugebunden und in reines Wasser gesenkt wird. Da die Wand der Blase für Salz ziemlich undurchlässig, für Wasser aber leicht durchlässig ist, so bewirkt das Mischungsbestreben der beiden Flüssigkeiten, daß Wasser mit einer gewissen Kraft in die Blase eingesogen wird; die Folge hiervon ist, daß diese an Volumen zunimmt und schließlich prall gespannt wird. Wenn nun eine solche Blase aus dem Wasser herausgenommen und mit einer Nadel angestochen wird, so spritzt die Flüssigkeit in einem feinen Strahl empor, wobei sich die vorher gedehnten Wände elastisch zusammenziehen. Analoge Verhältnisse liegen in der Pflanzenzelle vor, indem der Zellsaft erhebliche Mengen von gelösten Stoffen (Neutralsalze, Zuckerarten usw.) enthält, welche von der inneren Plasmahaut (der Vakuolenwand) nicht durchgelassen werden; und da eine lebende Pflanzenzelle normalerweise immer in der Lage ist, Wasser aufzunehmen, so wird solches mit Gewalt in die Zelle eingesogen, der Plasmaschlauch wird gedehnt und an die Zellwand gepreßt, die ihrerseits durch das mit Gewalt eingesogene Wasser gespannt wird. Die Analogie mit der Schweinsblase springt sofort in die Augen, nur besteht insofern ein Unterschied, als in der Pflanzenzelle zwei verschiedene Elemente, der Protoplasmasack und die Zellstoffhaut das leisten, was in der Schweinsblase eine einfache Wand zustande bringt. Der zähflüssige Protoplasmaschlauch, welcher allein der Träger der Semipermeabilität ist, würde einem stärkeren Druck nicht widerstehen können, sondern einfach zerreißen, wenn er nicht von der festen Zellstoffhaut umgeben wäre, die aber fast alle wasserlöslichen Stoffe ohne Auswahl hindurchläßt. Durch das Zusammenwirken des osmotisch wirksamen (wasseranziehenden) Zellsafts, des semipermeablen Plasmaschlauches und der als feste Widerlage dienenden Zellwand kommt also die Turgorspannung zustande, die aber sofort vernichtet wird, wenn der Protoplast durch Einwirkung von Giften, von Wärme oder Kälte usw. getötet wird. Mit dem Tode geht nämlich die Semipermeabilität verloren, so daß die osmotisch wirksamen (kristalloiden) Stoffe des Zellsafts durch das Protoplasma in das umgebende Medium hinaus diffundieren, während umgekehrt aus dem Plasma Stoffe in den Zellsaft übertreten; unter solchen Umständen kann natürlich von einem Turgordruck keine Rede sein. Werden aber zum Abtöten der Zelle weniger ein-

greifende Mittel, wie schwächere Giftlösungen verwendet, so kann die Semipermeabilität der getöteten Zelle während der ersten Stunden nach dem Tode fast unverändert bleiben und erfährt in der Folge nur eine allmähliche Abschwächung, so daß die Plasmahaut zuerst für die neutralen Alkalisalze, dann für die Zuckerarten und zuletzt für Gerbstoff, Anthocyan usw. durchlässig wird (Overton).

Plasmolyse

Eine Aufhebung der Turgorspannung kann aber auch ohne Tötung, ja ohne jede Schädigung der Zelle herbeigeführt werden. In der Natur geschieht dies regelmäßig, wenn ein Pflanzenteil infolge allzu starker Wasserverdunstung welk wird. Die vorher straff gespannten Zellen werden durch die Wasserabgabe schlaff und kollabieren, ungefähr wie ein mit Luft aufgeblasener Kautschukballon zu einem schlaffen faltigen Beutel wird, wenn die eingepreßte Luft durch ein entstandenes Loch entweicht. Einen Wasserverlust, der zur Aufhebung des Turgors führt, können wir auch durch andere Mittel hervorrufen. Stellen wir uns wieder vor, wir haben eine mit 5prozentiger Kochsalzlösung gefüllte Schweinsblase, die durch Liegen in reinem Wasser ihre maximale Spannung erreicht hat; jetzt übertragen wir die Blase in eine doppelt so starke, also 10prozentige Kochsalzlösung. Auch unter diesen Umständen macht sich zwischen den beiden Flüssigkeiten ein Ausgleichsbestreben geltend, das aber in diesem Falle bewirkt, daß Wasser aus der Blase gesogen wird; diese wird infolgedessen schlaff und kollabiert, ungefähr wie ein angestochener Kautschukballon. Etwas Ähnliches können wir bei der Pflanzenzelle erreichen, wenn wir dieselbe in eine Salz- oder Zuckerlösung übertragen, deren wasseranziehende Kraft diejenige des Zellsafts übertrifft: auch in diesem Falle wird Wasser aus der Zelle gesogen, und infolge des Wasserverlusts zieht sich der Protoplasmaschlauch zusammen, so daß er als geschlossene Blase frei in den Raum der steifen und deshalb wenig kontrahierten Zellenmembran zu liegen kommt (Fig. 11). Dieser Vorgang, den man mit einem von de Vries geschaffenen Namen Plasmolyse nennt, kann wieder rückgängig gemacht werden, wenn man die plasmolysierten Zellen in reines Wasser überführt: dann saugt der Zellsaft Wasser ein, der blasenförmige Protoplasmaschlauch dehnt sich aus, bis er der Wand anliegt und auf dieselbe den normalen Turgordruck ausübt.

In der Plasmolyse hat der Physiologe ein Mittel zu entscheiden, ob eine Zelle lebend oder tot ist, denn nur lebende Zellen, welche ihre Semipermeabilität besitzen, können plasmolysiert werden. Außerdem kann man auf plasmolytischem Wege die Größe des Turgordrucks der ausgewachsenen Pflanzenzellen mit einer ziemlich großen Genauigkeit bestimmen. Wenn es sich nämlich herausstellt, daß eine Salzlösung von bestimmter Konzentration, z. B. eine zweiprozentige Salpeterlösung keine Plasmolyse hervorruft, so können wir hieraus den Schluß ziehen, daß der osmotische Druck des Zellsafts größer ist als derjenige der betreffenden Salzlösung; wenn wir anderseits finden, daß eine vierprozentige Salpeterlösung eine weitgehende Kontraktion des Plasmaschlauchs bewirkt, so ist offenbar der Druck des Zellsafts geringer als derjenige der genannten Salzlösung, und durch wiederholtes Ausprobieren können wir dann

leicht eine Konzentration ausfindig machen, durch welche gerade eine merkbare Ablösung der Plasmahaut von der Zellwand bewirkt wird. Nehmen wir an, daß eine 3,2 prozentige Salpeterlösung eine solche Wirkung ausübt, während eine 3 prozentige Lösung noch keine Spur von Plasmolyse hervorruft, so können wir den Zellsaftdruck demjenigen einer 3,1 prozentigen Salpeterlösung annähernd gleichsetzen. Da nun nach Pfeffers Untersuchungen eine einprozentige Salpeterlösung einen osmotischen Druck von 3,2 Atmosphären ausübt, so beträgt also der Turgordruck unserer Pflanzenzelle einen Wert von 3,1 × 3,2 = 9,92 Atmosphären. Tatsächlich sind noch größere Druckhöhen in den Pflanzenzellen gar nichts Seltenes.

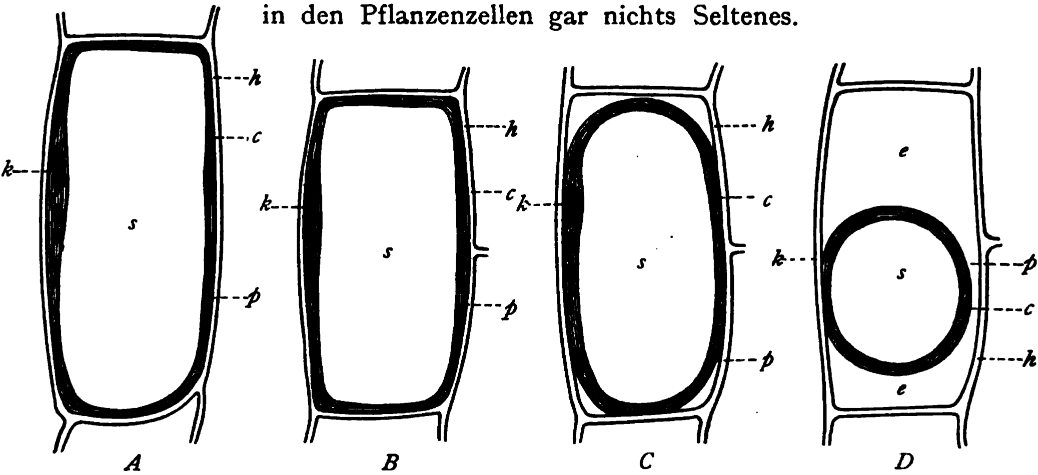


Fig. 11. Schema des Zellturgors einer Pflanzenzelle. *h* Zellmembran, *p* Primordialschlauch, *k* Zellkern, *c* Chlorophyllkörper, *s* Zellsaft, *e* eindringende Salzlösung. Bei *A* Zelle in voller Turgeszenz, der Primordialschlauch liegt der Zellmembran fest an. Bei *B* hat der Turgor infolge einwirkender Salzlösung abgenommen, die Zelle ist kleiner geworden, aber der Primordialschlauch liegt der Zellmembran noch an. Bei *C* ist der Turgor noch geringer geworden, der Primordialschlauch beginnt sich von der Zellhaut, die ihre geringste Größe erreicht hat, abzuheben. Bei *D* hat der Primordialschlauch sich vollständig zusammengezogen, weil die osmotische Wirkung der von außen her einwirkenden Salzlösung *e* sehr hohe Werte erreicht hat. Nach DE VRIES.

Durch die epochemachenden Untersuchungen Pfeffers über Osmose wurde entgegen der damals herrschenden Anschauung bewiesen, daß kolloide Stoffe wie Gummi, Dextrin, Eiweiß usw. einen ganz schwachen, die Kristalloide dagegen einen sehr starken osmotischen Druck ausüben. Auf den Untersuchungen von Pfeffer und de Vries weiterbauend hat dann vant Hoff seine Theorie des osmotischen Druckes entwickelt, nach welcher die in einer Flüssigkeit gelösten Moleküle sich wie Gasmoleküle verhalten, so daß der osmotische Druck auf den Stößen der im Wasser gelösten Moleküle und Ionen auf die semipermeable Wand (die Plasmahaut) beruht. Infolgedessen müssen Lösungen verschiedener Stoffe, die in gleichen Volumen die gleiche Anzahl Moleküle enthalten, denselben osmotischen Druck ausüben. Wenn wir diesen Satz auf die Verhältnisse in der lebenden Pflanzenzelle beziehen, so werden wir sehen, wie die Pflanze durch chemische Umwandlungen einfachster Art instand gesetzt wird, mechanische Arbeit zu leisten und dem unbewaffneten Auge sichtbare Bewegungen auszuführen. Nehmen wir an, es sei in einer Zelle eine gewisse Anzahl Stärkekörner vorhanden; diese sind als feste, begrenzt quellbare Körper

Turgorschwankungen als Ursachen sichtbarer Bewegungen.

natürlich nicht imstande, irgendwelche osmotische Druckwirkung auszuüben. Jetzt wird die Stärke durch Einwirkung von Diastase gelöst und als Malzzucker in die Vakuole ausgeschieden, so daß der Zellsaft etwa 2 Prozent Maltose enthalten wird: dann steigt der osmotische Druck sofort um 1,4 Atmosphären. Wenn die Zellwand dehnbar und elastisch ist, und wenn Gelegenheit zur genügenden Wasseraufnahme geboten ist, so wird durch Steigerung der wasseranziehenden Kraft des Zellsafts Wasser mit Gewalt in die Zelle eingesogen, deren Volumen sich entsprechend vergrößern muß. Nehmen wir des weiteren an, der Malzzucker zerfalle in seine Bestandteile, also jedes Molekül in zwei Moleküle Traubenzucker, so wird die Anzahl der im Zellsaft vorhandenen Zuckermoleküle verdoppelt, der Turgordruck steigt und das Volumen der Zelle wird wieder zunehmen. Prinzipiell dasselbe geschieht, wenn der Traubenzucker zu Oxalsäure oxydiert wird, wobei aus jedem Traubenzuckermolekül drei Oxalsäuremoleküle gebildet werden: wiederum eine Verdreifachung des osmotischen Druckes mit entsprechender Volumenvergrößerung der Zelle. Wird aber die Oxydation noch weiter getrieben, so daß die Oxalsäure zu Kohlensäure verwandelt wird, so wird die Situation mit einmal eine ganz andere; denn im Gegensatz zu Malzzucker, Traubenzucker und Oxalsäure ist die Kohlensäure eine Verbindung, für welche die Plasmahaut sehr leicht durchlässig ist, und die demnach aus der Zelle zum größten Teil entweichen wird (falls Chloroplasten sie nicht in Beschlag nehmen und sie wieder zu Stärke verdichten, was für die osmotischen Verhältnisse in der Zelle das gleiche bedeuten würde). Durch dieses plötzliche Druckgefälle im Zellsaft kommt nun der Druck der vorher stark gespannten Zellwand zur Geltung, und zwar mit dem Effekt, daß ein Teil des vorher aufgesogenen Wassers gewaltsam aus der Zelle ausgepreßt wird, deren Größe jetzt auf das ursprüngliche Volumen reduziert wird. Wenn derartige durch Turgorschwankungen bedingte Größenveränderungen der Zellen sich auf ganze Gewebe erstrecken, so können mikroskopisch sichtbare Krümmungsbewegungen zustande kommen; so entstehen z. B. die Schlafbewegungen mancher Laubblätter dadurch, daß bei eintretender Dunkelheit die Turgorsteigerung und damit auch die Volumenzunahme der Zellen an der Oberseite des Blattgelenkes größer ist als in den Zellen der Unterseite, woraus dann eine Abwärtskrümmung des Blattstiels resultiert.

Auch in verschiedenen tierischen Zellen ist ein Turgordruck nachgewiesen worden, obwohl derselbe hier, in erster Linie wegen des Fehlens einer festen Membran, erheblich geringere Werte erreicht als in manchen Pflanzenzellen.

Bewegungen innerhalb des Protoplasmas.

Außer den soeben erwähnten, dem unbewaffneten Auge sichtbaren Bewegungen, die sich bei den Pflanzen als Krümmungsbewegungen, bei den Tieren vorwiegend als Ortsbewegungen kundgeben, spielen sich im lebenden Tier- und Pflanzenkörper innerhalb der Zelle eine ganze Reihe von Bewegungen ab, von denen manche auch bei schwacher Vergrößerung sichtbar sind.

Schon lange vor der Entdeckung des Protoplasmas durch Mohl hatte Bonaventura Corti (1772) lebhafte Strömungen in den Pflanzenzellen wahr-

genommen, welche später als Zirkulation und Rotation des Protoplasmas beschrieben wurden. In den fünfziger Jahren entdeckte Böhm die Wanderung der Chloroplasten, deren Ursachen und Verlauf durch die schönen Untersuchungen von Stahl näher aufgeklärt und in jüngster Zeit wieder eingehend von Senn studiert wurden. Hieran reihen sich schließlich die Ortsbewegungen der Zellkerne, welche in erster Linie durch chemische Einflüsse ausgelöst werden. Alle diese Angaben beziehen sich auf pflanzliche Zellen; im tierischen Protoplasma scheinen mikroskopisch sichtbare Strömungen weniger verbreitet zu sein, doch sind in den Pseudopodien der Rhizopoden und Heliozoen meistens sehr schöne „Körnchenströmungen" zu sehen. Eine mikroskopisch wahrnehmbare Stoffwanderung innerhalb der Zelle scheint auch bei der Kontraktion der quergestreiften Muskelzellen stattzufinden, obwohl die Vorgänge auf diesem Gebiete noch zu problematisch sind, um hier behandelt werden zu können.

Es wurde im vorhergehenden schon darauf hingewiesen, daß nach den Befunden von Gaidukow u. a. in lebenden Pflanzenzellen fast immer eine lebhafte Bewegung kleinster Plasmateile ultramikroskopisch festgestellt werden kann. Das mikroskopische Bild einer lebenden Pflanzenzelle gewährt dagegen manchmal den Anblick einer ziemlich stabilen Ruhe, indem weder im Cytoplasma, noch im Zellkern oder den Chromatophoren irgendwelche Bewegung der Mikrosomen zu sehen ist. In den Plasmodien der Myxomyceten, in den tierischen Pseudopodien und in sehr vielen jungen, lebenskräftigen Pflanzenzellen, deren Vakuole noch von zahlreichen Plasmasträngen durchsetzt wird, bemerkt man schon bei mäßiger Vergrößerung eine lebhafte Plasmaströmung, durch welche nicht nur die Mikrosomen, sondern unter Umständen auch die Zellkerne und die Chromatophoren mitgerissen werden. Nach einem alten Gebrauche unterscheidet man, je nachdem die Strömung nur im wandständigen Protoplasmaschlauch den Zellsaft umkreist oder auch in den die Vakuole durchsetzenden Plasmasträngen stattfindet, Rotations- und Zirkulationsbewegung. In beiden Fällen bleibt aber die äußerste Hautschicht unbewegt, während das Plasma unmittelbar an der Vakuole die größte Geschwindigkeit zeigt. Bei der Rotation geht der Strom in einer konstanten Richtung, in einer geschlossenen Bahn, die gewöhnlich in der Längsachse der Zelle gestreckt ist; bei der Zirkulationsbewegung, die, wie wir soeben hörten, auch in den die Vakuole durchsetzenden Plasmasträngen stattfindet, wechselt die Richtung der Ströme von Zeit zu Zeit und selbst an dicht benachbarten Stellen eines Stranges verläuft nicht selten die Bewegung im entgegengesetzten Sinne. Die Mechanik der Protoplasmabewegung ist trotz der scharfsinnigen Versuche und Überlegungen von Rhumbler, Berthold u. a. noch nicht aufgeklärt, doch beweist die Tatsache, daß jede Strömung im Plasma durch Narkotisierung oder Sauerstoffentzug sistiert werden kann, daß es sich um einen rein vitalen Vorgang handelt. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, daß ein vorher nicht oder kaum merkbar strömendes Plasma durch gewisse Reize zu lebhafter Strömung veranlaßt werden kann; in diesem Sinne wirkt z. B. Verwundung der Nachbarzellen, leichter Druck,

mechanische Erschütterung usw. Unter Umständen scheint die Plasmaströmung nur die unvermeidliche Begleiterscheinung andersartiger Tätigkeit, so z. B. in den Plasmodien der Myxomyceten, bei denen das Strömen im Innern des Plasmas wahrscheinlich nur die Folge der amöboiden Ausgestaltung der äußeren Plasmaschicht ist. Doch wird man wohl kaum fehlgehen, wenn man mit de Vries in der Plasmaströmung ein Mittel zur Beschleunigung des Stofftransportes erblickt; für diese Auffassung sprechen auch direkte Beobachtungen von Pfeffer über die Aufnahme von Farbstoffen in durch Chloroform narkotisierten Pflanzenzellen, in denen die Strömung aufgehört hatte: in diesen war die Farbstoffspeicherung viel weniger fortgeschritten als in dem unchloroformierten Kontrollmaterial. Von diesem Standpunkt wird es begreiflich, warum bei Verwundung eines Pflanzenteils die intakten Nachbarzellen eine so überaus lebhafte Plasmaströmung zeigen: es gilt jetzt möglichst rasch Material zur Ausheilung der Wunde herbeizuschaffen. Gleichzeitig erhöht sich die Temperatur, die Heilung erfolgt durch ein regelrechtes Wundfieber.

Bewegungen des Zellkerns

Auch die Bewegungen der Zellkerne, die teils durch traumatische Reize teils durch chemische Einflüsse (einseitige Wirkung von Salzen, Basen, organischen Säuren und Zuckerarten) hervorgerufen werden, erfolgen nicht durch aktive Tätigkeit der sich verlagernden Kerne; vielmehr wird der Kern von dem sich bewegenden Plasma geschoben, unter Umständen sogar gewälzt und gedreht, bewegt sich aber niemals durch amöboide Formveränderung (Ritter). Wenn an pflanzlichen Kernen Formveränderungen auftreten, was tatsächlich nicht selten vorkommt, entstehen diese als passive, durch den Zug des Plasmas entstandene Dehnungen. (Über Bewegungen der Chromatophoren vgl. den Artikel Senn.)

Die Reizbarkeit als allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas.

Wenn im vorhergehenden von Bewegungen protoplasmatischer Gebilde, die auf äußere Reize erfolgen, die Rede war, so wurde dabei stillschweigend vorausgesetzt, daß Protoplasma Reizbarkeit besitzt. Man versteht unter Reizbarkeit (Irritabilität) die Fähigkeit der lebenden Substanz, auf äußere (mechanische, chemische, thermische, elektrische) Einwirkungen mit Änderungen ihres Zustandes und ihrer Lebensäußerungen (Stoffwechsel, Bewegungen, Drüsentätigkeit usw.) zu antworten, und zwar ohne Innehaltung einer Proportionalität zwischen der Größe des Reizes und der Größe der eintretenden Wirkung. Die Reizbarkeit wird häufig als ein Merkmal verwandt, um die Lebewesen zu kennzeichnen und von den leblosen Naturgegenständen abzugrenzen, was insofern berechtigt ist, als Reizbarkeit sowohl den niedersten wie den höchsten Organismen zukommt, somit eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz darstellt. Von energetischem Standpunkte sind aber die Reizvorgänge als Auslösungsprozesse zu bezeichnen, d. h. Vorgänge, in welchen potentielle Energie durch einen äußeren Eingriff — eben den Reiz — in kinetische Energie (lebendige Kraft) verwandelt wird. Wenn eine Dampfmaschine durch einen leisen Fingerdruck in Gang gesetzt wird, oder wenn eine Pulverladung durch einen glühenden Metalldraht zum Explodieren gebracht wird, oder wenn ein Keimstengel, der einige Sekunden einseitig beleuchtet wurde,

nachher eine seitliche Krümmung ausführt, so haben wir es mit echten Auslösungen zu tun. Das Wesen der pflanzlichen Reizvorgänge als Auslösungsprozesse wurde schon von dem französischen Physiologen Dutrochet (1824) klar erkannt, allein während in der Tierphysiologie diese Auffassung schon Mitte des vorigen Jahrhunderts zur allgemeinen Anerkennung gelangte (Johannes Müller, du Bois Reymond u. a.), huldigte man auf dem botanischen Gebiete entweder grob-mechanischen Erklärungsversuchen, oder nichtssagenden Phrasen von einer Lebenskraft. Historisch interessant ist aber, daß Arthur Schopenhauer gerade zu dieser Zeit das Wesen der Reizbarkeit und deren Bedeutung für die Lebensvorgänge der Pflanzen und Tiere richtig erkannte und mit der ihm eigenen Klarheit zum Ausdruck brachte. Nach einer treffenden Charakteristik der mechanischen Kausalität, durch welche alle Veränderungen der leblosen, d. h. unorganischen Körper bewirkt werden, fährt Schopenhauer fort:

„Die zweite Art der Ursachen ist der Reiz, d. h. diejenige Ursache, welche erstlich selbst keine mit ihrer Einwirkung im Verhältnis stehende Gegenwirkung erleidet, und zweitens zwischen deren Intensität und der Intensität der Wirkung durchaus keine Gleichmäßigkeit stattfindet. Folglich kann hier nicht der Grad der Wirkung gemessen und vorher bestimmt werden nach dem Grad der Ursache: vielmehr kann eine kleine Vermehrung des Reizes eine sehr große Wirkung verursachen, oder auch umgekehrt die vorige Wirkung ganz aufheben, ja eine entgegengesetzte herbeiführen. Z. B. Pflanzen können bekanntlich durch Wärme oder der Erde beigemischten Kalk zu einem außerordentlich schnellen Wachstum getrieben werden, indem jene Ursachen als Reize ihrer Lebenskraft wirken: wirkt jedoch hier der angemessene Grad des Reizes um ein weniges überschritten, so wird der Erfolg, statt des erhöhten und beschleunigten Lebens, der Tod der Pflanze sein. — Diese Art der Ursachen, also Reize sind es, welche alle Veränderungen der Organismen als solche bestimmen. Alle Veränderungen und Entwicklungen der Pflanzen, und alle bloß organischen und vegetativen Veränderungen oder Funktionen tierischer Leiber gehen auf Reize vor sich. In dieser Weise wirkt auf sie das Licht, die Wärme, die Luft, die Nahrung, jedes Pharmakon, jede Berührung, die Befruchtung usw. — Während das Leben der Tiere noch eine ganz andere Sphäre hat, von der ich gleich reden werde, geht das ganze Leben der Pflanzen ausschließlich nach Reizen vor sich. Alle ihre Assimilation, Wachstum, Hinstreben der Krone nach dem Lichte, mit den Wurzeln nach besserem Boden, ihre Befruchtung, Keimung usw. ist Veränderung auf Reize. Bei einzelnen wenigen Gattungen kommt hierzu noch eine eigentümliche schnelle Bewegung, die ebenfalls nur auf Reize erfolgt, wegen welcher sie jedoch sensitive Pflanzen genannt werden. Bekanntlich sind dies hauptsächlich *Mimosa pudica, Hedysarum gyrans* und *Dionaea muscipula.*"

Mit diesen Ausführungen hat Schopenhauer, obwohl er sonst ein überzeugter Vitalist war, die Bedeutung der Reizbarkeit für die Lebensvorgänge in einer Weise gekennzeichnet, die dem jetzigen Stand unseres Wissens durch-

aus entspricht; insbesondere zeugt es von dem hohen Scharfblick Schopenhauers, daß er in den auffallenden Bewegungen der Sinnpflanze und der *Dionaea* nur einen Spezialfall der das ganze Lebensgetriebe beherrschenden Reizbarkeit erblickt. Auf die Entwicklung der Pflanzenphysiologie hatte indessen Schopenhauers Lehre offenbar keinen Einfluß, und es war erst Ende der siebziger und Anfang der achtziger Jahre, daß durch die Arbeiten von Pfeffer, Sachs und Charles Darwin die jetzt herrschende Auffassung zur Herrschaft gelangte.

Funktionelle Arbeitsteilung innerhalb des Protoplasmas.

Wie nun alle Lebewesen, auch das winzigste Bakterium, auf Reize mit zweckmäßigen Reaktionen reagiert, so müssen wir auch annehmen, daß die verschiedenen Bestandteile des Plasmas, soweit sie lebendig sind, Reizbarkeit besitzen. Das schließt natürlich nicht aus, daß sich innerhalb des Protoplasmas eine gewisse Arbeitsteilung geltend macht. Wir haben schon gehört, daß die pflanzlichen Trophoplasten auf die Ausnutzung der strahlenden Energie des Sonnenlichts berechnet sind, während die faserigen Differenzierungen des tierischen Protoplasmas teils der Muskelbewegung und der Reizleitung dienen, teils, wie die Bindegewebsfibrillen, eine gewisse mechanische Festigkeit garantieren. Ebenso wird der Stoffaustausch in erster Linie durch die äußere Plasmahaut reguliert, die in den Pflanzenzellen auch von mancher Seite als Perzeptionsorgan für äußere Reize (Licht, Schwerkraft usw.) angesehen wird. Als Organ für die lokomotorischen Aktionen innerhalb der Pflanzenzelle funktioniert offenbar das Cytoplasma, durch dessen Bewegungen Zellkern und Chloroplasten passiv verlagert werden, was natürlich nicht ausschließt, daß die Lichtreize von den Chloroplasten selbst ebenso wie chemische Reize von den Zellkernen selbst perzipiert werden. Sicheres ist hierüber noch nicht bekannt.

Auch in bezug auf die funktionelle Arbeitsteilung zwischen Zellkern und Protoplasma ist unser Wissen ziemlich fragmentarisch und teilweise recht unsicher; noch heute wird die Sachlage wohl am besten gekennzeichnet durch die Worte, die Pfeffer vor 22 Jahren über dies Thema geäußert: „Vom Zellkern weiß man, wenn man einen strengen Maßstab anlegt, nur, daß er ein wichtiges und unentbehrliches Organ ist, mit dessen Mangel die Gesamtheit oder einzelne der notwendigen Funktionen nicht mehr realisiert werden." Allerdings hat die experimentelle Forschung der letzten Dezennien auf diesem Gebiet manche interessante Tatsache an den Tag gebracht, und insbesondere erwiesen, was von vornherein erwartet werden konnte, daß nämlich die Funktionen des Zellkerns keineswegs immer die gleichen sind, sondern je nach der Hauptfunktion der zugehörigen Zelle innerhalb weiter Grenzen wechseln können. Wenn z. B. nach den Untersuchungen von Klebs und Haberlandt die dem Einfluß des Zellkerns entzogenen Chloroplasten eines Moosblattes wohl die Kohlensäure assimilieren, aber keine Stärke bilden können, so besagt natürlich ein solcher Befund gar nichts über die Funktion des Zellkerns in Zellen, die nie Stärke bilden; in der Tat gibt es, wie Klebs gezeigt hat, unter den Algen solche Formen, deren Chloroplasten sogar pathologisch gesteigerte Stärkebildung zeigen, wenn sie dem regulierenden Einfluß des Kerns entzogen wer-

den. Ebenso kann natürlich von dem in konkreten Fällen sowohl bei Pflanzen wie bei Infusorien konstatierten Einfluß des Zellkerns auf die Membranbildung bei den nackten Plasmodien und Amöben keine Rede sein. Was die letzteren betrifft, so haben die neuesten Untersuchungen von Stole ergeben, daß das kernlose Plasma dieselben charakteristischen Reizbewegungen ausführt wie das kernhaltige Plasma, daß es einer Atmungs- und Sekretionsfähigkeit fähig ist, daß es Nahrung aufnehmen und verdauen kann, daß aber der Aufbau „des lebendigen Eiweißstoffes" nur unter der Mitwirkung des Kerns erfolgen kann, weshalb kernlose Plasmastücke immer zugrunde gehen. Inwieweit diese an Amoeba Proteus gewonnenen Resultate allgemeinere Gültigkeit besitzen, bleibt natürlich abzuwarten; in gewissen Fällen, z. B. bei den Kernen der tierischen Spermatozoen dürfte wohl eine solche nutritive Funktion ausgeschlossen sein. Versuche und Beobachtungen an den Sexualzellen (und dem Sexualakt mit dessen Folgen) haben manche Forscher zu der Ansicht geführt, daß der Zellkern vor allem der Träger der erblichen Eigenschaften sei. Für die Sexualkerne mag dies bis zu einem gewissen Grade richtig sein. Indessen haben die schönen Untersuchungen von Correns und Baur gezeigt, daß es wenigstens bei den Pflanzen Eigenschaften gibt, die nur durch das Plasma oder nur durch die Chromatophoren vererbt werden, daß es aber auch auf dem Gebiete der Erblichkeit eine interplasmatische Teilung der Aufgaben gibt.

Immerhin geht die funktionelle Arbeitsteilung innerhalb des Plasmas einer und derselben Zelle, sei es eine pflanzliche oder tierische, über gewisse Grenzen nicht hinaus. Den weitgehenden Ansprüchen in bezug auf physiologische Arbeitsteilung, die an einen höheren Organismus gestellt werden, entspricht eine im allgemeinen fortschreitende Gewebedifferenzierung, wobei die Zellen jedes Gewebes mit einer bestimmten Spezialfunktion betraut werden; und wenn, wie es im Pflanzenreiche bei vereinzelten Algen der Fall ist (*Caulerpa*), eine Zelle sich in Wurzel und Sproß differenziert, dann befinden wir uns an der Grenze jenes Gebietes, wo der Zellbegriff keine Gültigkeit mehr besitzt (vgl. S. 265).

Literatur siehe S. 275

ZELLULÄRER BAU, ELEMENTARSTRUKTUR, MIKROORGANISMEN, URZEUGUNG.

Von

B. Lidforss.

Nichtzelluläre Pflanzen.

1. Zellulärer Bau. Im Golfe von Neapel und anderorts im Mittelmeere wächst eine zierliche Alge (*Caulerpa crassifolia*), deren ganzer Vegetationskörper äußerlich nach Art einer höheren Pflanze aufgebaut ist: von der Unterseite der kriechenden Sproßachse dringen zahlreiche Wurzeln in den Boden hinein, an der Oberseite sitzen gefiederte grüne Blätter, die eine Länge von mehreren Zentimetern erreichen. Untersucht man aber die Pflanze mikroskopisch, so macht man die überraschende Wahrnehmung, daß ihr Körper nicht, wie es bei anderen Pflanzen der Fall ist, aus Zellen zusammengesetzt ist, sondern einen einzigen dickwandigen Schlauch darstellt, der nach oben in Blätter, nach unten in Wurzeln ausgezweigt ist, und somit eine einzige, von Zellwänden nirgends unterbrochene Kavität umschließt. Einen prinzipiell ähnlich gebauten Vegetationskörper haben auch andere, zu der Gruppe der Siphoneen gehörigen Algen, z. B. die in Teichen, Bächen häufig vorkommende *Vaucheria*, und die sog. Algenpilze, zu denen u. a. der gewöhnliche Kopfschimmel gehört, und die alle einen reich verzweigten, niemals aber durch Querwände septierten Körper besitzen. Man hat bisweilen auch diesen Pflanzen einen zellulären Bau zugesprochen, indem sie aus einer einzigen Riesenzelle bestehen sollten; indessen hat es, wie schon Julius Sachs nachdrücklich betont, wenig Sinn, ein handgroßes, in Stengel, Blätter und Wurzeln differenziertes Gebilde als Zelle zu bezeichnen. Das einzig richtige ist offenbar, solche Pflanzen eben als nichtzelluläre Pflanzen (Coeloblasten nach Sachs) aufzufassen.

Gegenüber der kleinen Minorität der Coeloblasten steht nun die überwältigende Mehrzahl der übrigen Pflanzen, die, sofern sie dem unbewaffneten Auge sichtbar und nicht im wahren Sinne des Wortes einzellig sind, immer aus mehreren Zellen resp. aus Zellgeweben zusammengesetzt sind. Ähnliche Verhältnisse walten auch im Tierreich, wo der zelluläre Bau noch strenger durchgeführt ist, indem mit den pflanzlichen Coeloblasten vergleichbare Formen hier überhaupt fehlen. Allerdings wird, und zwar sowohl bei den Pflanzen als ganz besonders bei den Tieren, der zelluläre Bau im Laufe der individuellen Entwicklung stellenweise mehr oder weniger verwischt. Bei den höheren Pflanzen entstehen durch Verschmelzung mehrerer Zellen die bisweilen mehr als meterlangen wasserleitenden Gefäße, in den tierischen Geweben erreichen manch-

mal die sog. Zwischensubstanzen eine solche Mächtigkeit und Bedeutung, daß die Zellen selbst gänzlich in den Hintergrund gedrängt werden. Aber im großen und ganzen ist doch der zelluläre Bau etwas für die lebendige Masse so Charakteristisches, daß man mit Fug fragen darf, was für Vorteile dem Organismus aus diesem Bau erwachsen. Die Existenz der nicht zellulären Algen beweist ja zur Genüge, daß eine gewisse Entwicklungsstufe auch ohne Zellbildung erreichbar ist; wenn aber trotzdem so gebaute Pflanzen nur seltene Ausnahmefälle darstellen und vielmehr als Modelle erscheinen, welche die Natur einmal hervorgebracht, später aber nicht weiter benutzt hat, so spricht auch dies dafür, daß der zelluläre Bau für die Erreichung einer höheren Organisation von ausschlaggebender Bedeutung sein muß.

Die Vorteile des zellulären Baues.

Im allgemeinen erblickt man nun die Vorteile des zellulären Baues darin, daß hierdurch eine weitgehende Arbeitsteilung im Organismus ermöglicht wird. In der Tat leuchtet es ja ohne weiteres ein, daß durch die Zerteilung des einheitlichen Plasmakörpers in einzelne kleine Portionen das Prinzip der Arbeitsteilung viel leichter durchgeführt werden kann. Durch die Individualisierung dieser zahlreichen Plasmaportionen werden, wie Haberlandt treffend bemerkt, ebenso viele einzelne Arbeiter gewonnen, es werden Elementarorgane geschaffen, denen mit viel größerer Leichtigkeit verschiedenartige Aufgaben zugewiesen werden können als einem einzigen unzerteilten Plasmakörper. — Außerdem hat man darauf hingewiesen, daß durch den zellulären Bau, und ganz besonders durch die mikroskopische Kleinheit der Zellen eine erhebliche Oberflächenvergrößerung der Organe zustande kommt, deren Bedeutung für die Geschwindigkeit der Stoffwechselprozesse ohne weiteres einleuchtet (Wiesner). Außer diesen generellen Vorteilen kann der zellige Bau in konkreten Fällen einen mehr spezialisierten Nutzen mitbringen. Den Pflanzen mit ihren von festen Membranen begrenzten Zellen bietet der zellige Bau auch mechanische Vorteile, welche bei kleinen Pflanzen und Sumpfgewächsen die Ausbildung besonderer Stützgewebe bis zu einem gewissen Grade überflüssig machen. Molisch erblickt in der mikroskopischen Kleinheit der Zellen auch ein Schutzmittel gegen das Gefrieren der Gewebe, weil dadurch die Möglichkeit einer oft sehr bedeutenden Unterkältung gegeben wird.

Die mittlere Zellengröße.

Höchst bemerkenswert ist nun die von Julius Sachs zuerst gewürdigte Tatsache, daß während die Individuen des Pflanzenreiches wie der Tiere in bezug auf Körpergröße innerhalb weiter Grenzen sich bewegen, ihre wesentlichen Formelemente, die Zellen, sich innerhalb viel geringerer Größenabstufungen halten und keineswegs von der Größe des Gesamtorganismus abhängig sind. Manche Bakterien erreichen nur eine Länge von 0,001 mm, die riesengroßen Wellingtonien und Eukalypten dagegen 100 m und mehr: die linearen Dimensionen dieser Pflanze differieren also um das Hundertmillionenfache. Dagegen schwanken die linearen Dimensionen und demgemäß auch die Volumina der Gewebezellen innerhalb ziemlich enger Grenzen, sie liegen gewöhnlich unter 0,1 mm und selten unter 0,01 mm; mit unbewaffnetem Auge sichtbare Gewebezellen, wie sie z. B. im Stengel von *Impatiens glanduligera* vorkommen, sind

eine Seltenheit, und ebenso solche unter 0,01 mm. Analoge Verhältnisse walten, wie Sachs hervorhebt, auch im Tierreich, so daß man die wenig variable Größe der Gewebezellen als eine im gewissen Sinne maßgebende, feststehende Tatsache betrachten kann. Fragt man nach der Ursache dieser auffallenden Regelmäßigkeit, so läßt es sich wohl denken, daß die Grenze nach unten von ähnlichen Umständen bedingt wird, die es bewirken, daß die Größe der freilebenden Organismen im allgemeinen nicht unter ein bestimmtes Niveau (0,0001 mm) heruntergeht, und die, wie wir im folgenden sehen werden, wahrscheinlich in der Struktur der Materie, oder genauer ausgedrückt, in der Größe der Eiweißmoleküle gegeben sind. Die Grenze nach oben wird offenbar dadurch bedingt, daß mit der Volumenzunahme der Zellen über eine gewisse Grenze hinaus, gerade diejenigen Vorteile, die sonst mit dem zellulären Bau verknüpft sind, illusorisch werden.

Die Zwischensubstanzen.

Während nun von mancher Seite noch heute das zelluläre Prinzip als die Grundlage der gesamten organischen Forschung (Virchow) festgehalten wird, regt sich seit einigen Jahren eine gewisse Reaktion gegen die Lehre von der Alleinherrschaft der Zelle im Leben des Organismus. Einerseits sind es die sog. Zwischensubstanzen (Interzellularsubstanzen) mancher tierischer Gewebe, die man früher als leblose Gebilde auffaßte, von denen man aber jetzt meint, sie „haben aus den Zellen jenen Lebenshauch mitgenommen, welcher die Zellen selbst belebt" (Lukjanow). Man weist darauf hin, daß es Gewebe gibt, in welchen eigentlich keine Zellen zu finden sind, in denen aber trotzdem Assimilation und Wachstum stattfinden. Die Bindegewebsfibrillen, die kollagenen und elastischen Fibrillen, die Myofibrillen und Neurofibrillen nähren sich, wachsen und vermehren sich selbständig, d. h. sie leben, und doch wird es schwerlich jemand einfallen, diese Elemente als Zellen zu bezeichnen. Wenn es nun zugegeben werden muß, daß die betreffenden Elemente immer zuerst als Zellprodukte entstehen, so gewinnen sie doch nach neueren Untersuchungen mit der Zeit sowohl morphologisch wie physiologisch eine so ausgeprägte Selbständigkeit, daß man mehr und mehr geneigt wird, mit Sachs den zellulären Bau für eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur als Einrichtung von sekundärer Bedeutung zu halten (Heidenhain, Schlater u. a.).

Die Organellen.

Während in diesem Falle die Hegemonie der Zelle sozusagen von außen bedroht wird, hat die genauere Erforschung der lebenden Zellbestandteile zu Ergebnissen geführt, durch welche die Lehre von der Zelle als Elementarorganismus letzter Stufe gewissermaßen auch von innen erschüttert worden ist. Den Anstoß hierzu gaben gewisse Entdeckungen, die im Anfang der achtziger Jahre auf botanischem Gebiete von Schimper, Schmitz und Arthur Meyer gemacht wurden. Während früher der Satz omnis cellula e cellula als höchstes Prinzip gegolten hatte, stellte es sich jetzt heraus, daß nicht nur der Zellkern, sondern auch die verschiedenen Chromatophoren der Pflanzenzellen sich immer durch Selbstteilung vermehren, niemals aber durch Neuentstehung im Plasma gebildet werden. Etwas später erfolgte dann auf zoologischem

Gebiete die Entdeckung der Zentrosomen, der Mitochondrien, der verschiedenen Granula usw., von denen ebenfalls angenommen wurde, daß sie sich durch Selbstteilung vermehren und bestimmten Funktionen obliegen. Etwa zu gleicher Zeit wurde der Zellkern als ein von einer bestimmten Anzahl Chromosomen aufgebautes Gebilde erkannt, die Chromosomen wurden wieder in kleine Teilstücke, die Chromiolen, zerlegt, die sich durch Selbstteilung vermehren sollen usw. Als vor 50 Jahren Brücke auf die Möglichkeit hinwies, daß vielleicht die Zellen selbst noch wiederum aus anderen, noch kleineren Organismen zusammengesetzt sind, welche zu ihnen in einem ähnlichen Verhältnis stehen könnten, wie der Zellkern zum Gesamtorganismus, fügte er trocken hinzu: „Wir haben bis jetzt keinen Grund dies anzunehmen". Gegenwärtig müssen wir zugeben, daß die von Brücke angedeutete Möglichkeit in den Zellen der höheren Pflanzen und Tiere bis zu einem gewissen Grade realisiert ist, und auch aus diesem Grunde kann die Zelle nicht mehr als Elementarorganismus im alten Sinne gelten. Anderseits darf man doch nicht so weit gehen wie Altmann, der die Zelle als eine Kolonie elementarer Lebenseinheiten auffaßte, die innerhalb der Zelle als Granula, außerhalb derselben als freilebende Bakterien (Mikrokokken) auftreten sollten. Durch diese abenteuerliche und gänzlich verfehlte Annahme geriet die Altmannsche Granulatheorie bald in Mißkredit; einen erheblichen Wahrheitsgehalt besitzt aber auch diese Theorie insofern, als sie „in nachdrücklicher Form auf zahlreiche kleine Organellen, welche in der lebenden Masse sich begrenzen und den verschiedensten Funktionen obliegen, aufmerksam gemacht" (Heidenhain).

Die Elementarstruktur.

2. Elementarstruktur. Im Lichte der neueren Forschung erscheint also die Zelle nicht mehr als ein Elementarorganismus letzter Stufe, sondern als ein sehr kompliziertes Gebilde, das aus verschiedenen, physiologisch und genetisch selbständigen Organen zusammengesetzt ist. Diese Auffassung beruht auf reiner Empirie und wird nicht im geringsten dadurch erschüttert, daß man bei der Deutung der cytologischen Befunde nicht immer die nötige Kritik gebraucht hat. Nun ist man aber weiter gegangen und hat gefragt: Gibt es nicht zwischen dem jetzt schon erkennbaren Bau der Organismen und der allen Substanzen zukommenden Molekularstruktur eine Organisation einfachster Art, die vielleicht für die lebende Substanz ebenso charakteristisch ist wie der molekulare Bau für die leblose Materie? Gegenwärtig wird diese Frage im allgemeinen bejaht, und vom theoretischen Standpunkte muß man ohne weiteres zugeben, daß die Annahme einer unsichtbaren, mit der Molekularstruktur nicht identischen Elementarstruktur (Wiesner) oder Metastruktur (Heidenhain) der lebendigen Masse recht plausibel erscheint. Die meisten Biologen begnügen sich aber nicht mit dem berechtigten Zugeständnis, daß die chemisch erforschbare Molekularstruktur für die Erklärung des Lebendigen nicht ausreicht, sondern behaupten, daß die lebende Substanz aus winzigen Organen und Organelementen zusammengefügt ist, die sich analog wie die sichtbaren lebendigen Teile durch selbsttätiges Ernähren, Wachsen und Teilen erhalten und vermehren (Pfeffer) und noch die Fähigkeit besitzen, zu höheren Einheiten zu verschmelzen (Wiesner)

Diese Annahmen bilden den gemeinsamen Kern fast aller Hypothesen über die Elementarstruktur des Protoplasmas; sonst gehen auf diesem Gebiete die Auffassungen der Autoren ziemlich weit auseinander, wie schon aus der Tatsache ersichtlich ist, daß fast jeder Forscher, der sich mit diesen Fragen eingehender beschäftigt hat, es für nötig gehalten, die letzten Lebenseinheiten mit einem neuen Namen zu belegen, so daß die griechische Nomenklatur hier wieder zur schönsten Blüte gelangt ist (Pangenen, Plastidulen, Bioblasten, Biogenen, Biophoren, Protomeren, Automerizonten, Gemmarien, Idioplasmateilchen usw.).

Es hat keinen Zweck, auf die verschiedenen Varianten dieser Theorien einzugehen, in denen man übrigens nicht selten ein Echo der mittelalterlichen Scholastik zu vernehmen glaubt. Allerdings behauptet ein so hervorragender Forscher wie Wiesner, daß eine durchgearbeitete Theorie von der Elementarstruktur der lebendigen Substanz für die Physiologie ebenso fruchtbar sein muß, wie z. B. die Atomtheorie für die Chemie oder die Undulationstheorie für die Optik; doch spricht die Entwicklung der Wissenschaft kaum für eine solche Auffassung. Welchen mächtigen Aufschwung verdankt nicht die organische Chemie der Aufstellung der Benzolformel durch Kékulé, aber was haben im Grunde sämtliche Theorien über die Elementarstruktur der Pflanzenphysiologie geleistet? Es sind lauter taube Blüten gewesen, die keine Früchte tragen konnten, und zwar schon aus dem Grunde, weil „die aufgestellten Theorien im wesentlichen nur darin bestanden, daß sie die zu erklärende Eigenschaft von den Organismen und Organen auf hypothetische organische Moleküle und Molekülgruppen übertrugen" (Wundt). Mit diesen Worten ist der Kern der Sache treffend gekennzeichnet. Ungünstig hat wohl auch der Umstand gewirkt, daß manche von diesen Theorien geeignet waren, einer grobmechanischen Vorstellungsweise Eingang zu verschaffen, wodurch viel Unheil angerichtet wurde. Gegen solche primitive Anschauungen hat in jüngster Zeit Johannsen mit aller Schärfe Front gemacht, indem er z. B. die Auffassung der Gene (der Erbeinheiten) als materielle, morphologisch charakterisierte Strukturen als „eine für ein ruhiges Fortschreiten der Erblichkeitsforschung äußerst gefährliche Auffassung" bezeichnet, vor welcher eindringlich gewarnt werden muß. Und wenn Johannsen ferner betont, daß „voreilige Hypothesen nur zu leicht die Sache dunkler machen statt klärend zu wirken", so drücken diese Worte des genialen Dänen eine Wahrheit aus, deren Vernachlässigung eben zu solchen Wucherungen des Vorstellungslebens führt, die sich gegenwärtig als Hypothesen über die Elementarstruktur des Protoplasmas auf dem Gebiete der Physiologie gar zu breit machen.

Urzeugung.

3. Urzeugung. Mit der Frage von der feinsten Struktur der lebendigen Masse verknüpft sich gern ein anderes Problem von ebenfalls ziemlich spekulativer Art, nämlich die Frage von der Entstehung des Organischen. Es ist aber hierbei streng zu unterscheiden zwischen Entstehung, d. h. Neubildung von lebender Substanz und Neubildung von Organismen. Den ersten Prozeß sehen wir täglich vor unseren Augen sich abspielen: die Pflanzen entziehen dem Boden und der Luft anorganische Stoffe, welche zu organischen Verbindungen um-

gewandelt dann als Bausteine dem lebenden Protoplasma einverleibt werden; der umgekehrte Prozeß, wodurch die lebende Substanz in leblose Materie und schließlich in anorganische Stoffe verwandelt wird, ist uns noch geläufiger. Allein eine Entstehung von Organismen aus lebloser Materie ist bis jetzt niemals konstatiert worden, obwohl manche Umstände dafür sprechen, daß ein solcher Prozeß, d. h. eine Urzeugung einmal auf unserer Erde stattgefunden hat.

Die Lehre von der Urzeugung ist keineswegs, wie man wohl bisweilen geglaubt hat, ein Ausfluß des Materialismus der Aufklärungszeit; im Gegenteil hat diese Auffassung sehr alte Ahnen. Schon Aristoteles lehrte, es gebe „einen allgemeinen Übergang von dem Nichtlebenden zu dem Lebenden, so daß es verborgen bleibe, wo das eine anfange und das andere aufhöre"; und dieser Übergang bedeutete für Aristoteles nicht nur eine koexistierende Reihe von Zwischenstufen, sondern auch einen realen Werdeprozeß, indem z. B. die Aale nach seiner Ansicht aus Würmern hervorgehen, diese aber direkt aus dem Schlamme gebildet werden. Die Lehre von der spontanen Entstehung von Organismen aus lebloser Materie blieb dann mit allen Ausgeburten der Phantasie geschmückt durch das ganze Mittelalter die herrschende; noch im 16. Jahrhundert wußte der um die Entwicklung der Chemie hochverdiente van Helmont (1577—1644) zu erzählen, daß in einem Gefäße, welches Mehl und ein schmutziges Hemd enthält, Mäuse von selbst entstehen. Auf eine ganz andere Grundlage wurde die Lehre von der Urzeugung gestellt, als durch Leeuwenhoecks Untersuchungen die ganze Welt der Mikroorganismen entdeckt wurde (1675), und man nun direkt sehen konnte, wie diese Kleinwesen zu Millionen in Flüssigkeiten entstanden, wo vorher keine Spur von Leben zu entdecken war. Durch Erfahrungen solcher Art wurde der anglikanische Geistliche John J. Needham ein überzeugter Verteidiger der Urzeugungslehre. Kritische Einwände gegen diese auf mikrobiologische Beobachtungen gestützten Schlußfolgerungen wurden im Laufe der Zeit mehrfach erhoben, so von Spallanzani (1765), von Schwann (1836), Franz Schultze u. a. Aber noch in Schleidens „Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik", deren vierte Auflage im Jahre 1861 erschien, wird gelehrt, daß in gärungsfähigen Flüssigkeiten eine Bildung von Zellen ohne Einfluß einer schon vorhandenen Zelle stattfindet, indem zuerst ein Kügelchen stickstoffhaltiger Substanz entsteht usw. Mit diesen, auf ungenauen Beobachtungen fußenden Vorstellungen wurde gründlich aufgeräumt, als Pasteur im Jahre 1862 mit seinen berühmt gewordenen Untersuchungen „über die in der Atmosphäre vorhandenen organisierten Körperchen" hervortrat. Durch eine Reihe sinnreicher Versuche wies Pasteur nach, daß in der Luft beständig organische Körper vorhanden sind, welche man nicht von den wirklichen Keimen der Organismen aus den Aufgüssen unterscheiden kann, und daß, wenn in ursprünglich keimfreien Flüssigkeiten Lebewesen entstehen, diese immer von solchen in der Luft vorhandenen Keimen herstammen. Es kann gleich hinzugefügt werden, daß alle später auf die Entscheidung dieser Fragen gerichteten Versuche die Resultate Pasteurs vollauf bestätigt haben.

Die von Pasteur festgelegten Tatsachen wurden nun von manchen Seiten so ausgelegt, als wäre durch dieselben die Unmöglichkeit einer Generatio spontanea endgültig erwiesen, und noch heute wird nicht selten behauptet, daß der Satz omne vivum e vivo durch Pasteur zum unerschütterlichen Fundament der ganzen biologischen Wissenschaft gemacht worden ist. Hierin liegt aber eine bedenkliche Überschätzung der Tragweite der Pasteurschen Versuchsresultate, denn durch diese wird im Grunde nur bewiesen, daß in zucker- und eiweißhaltigen Flüssigkeiten, die bei Zimmertemperatur gehalten wurden, eine Neubildung von Organismen aus lebloser Substanz nicht stattfindet, was, nebenbei gesagt, gegenwärtig auch nicht von den kühnsten Anhängern der Urzeugungslehre erwartet wird. Durch die Pasteurschen Versuche ist aber keineswegs erwiesen, daß eine Urzeugung niemals stattgefunden hat oder daß eine Entstehung des Lebenden aus dem Leblosen unter allen Umständen unmöglich sei. Nur die primitivrohe Vorstellung, daß hochorganisierte Protozoen und Pilze direkt aus leblosen Eiweißlösungen entstehen könnten, ist durch diese Untersuchungen endgültig beseitigt worden. Wenn aber noch heute manche Naturforscher an der Möglichkeit einer Urzeugung festhalten, so geschieht dies wohl im allgemeinen weniger aus Vorliebe zu einer Hypothese, welche zu der empirischen Forschung unserer Zeit äußerst rege Beziehungen hat, sondern vielmehr deshalb, weil diese Annahme, so abenteuerlich sie der streng empirischen Physiologie vorkommen mag, sich doch von den beiden auf diesem Gebiete logisch möglichen Alternativen als die weniger unwahrscheinliche heraus stellt. Sehen wir von den mythischen Schöpfungsgeschichten ab, so gibt es in bezug auf die Herkunft der Organismen nur zwei Möglichkeiten: entweder sind dieselben von außen aus dem Weltall auf unseren Planeten übertragen worden, oder sie sind auf unserer Erde entstanden und zwar durch Urzeugung oder Generatio spontanea.

Diejenigen Forscher, welche einen kosmischen Ursprung des tellurischen Lebens annehmen, verbinden im allgemeinen diese Annahme mit der Vorstellung, daß das organische Leben seit Ewigkeit existiere und meinen, daß die Frage nach der Entstehung der ersten Lebewesen ebenso zwecklos sei wie die nach der Entstehung der Materie oder der Energie. Den gesunden Menschenverstand mutet allerdings die Vorstellung, das organische Leben sei ebenso unvergänglich wie die Materie oder die Energie, etwas sonderbar an. Wir sind nun einmal an den Gedanken gewöhnt, daß ... alles, was entsteht, ... ist wert, daß es zugrunde geht, ... und umgekehrt finden wir es recht natürlich, daß was zugrunde geht, auch einmal entstanden ist. Nun ist die Materie als solche unzerstörbar, die lebende Substanz können wir aber zu jeder Zeit zerstören und zur leblosen verwandeln, und schon aus diesem Grunde kränkelt die Ewigkeit der lebendigen Masse an einer paradoxalen Einseitigkeit. Trotzdem ist diese Auffassung ernstlich erwogen worden, und zwar von so bedeutenden Männern wie Helmholtz und Lord Kelvin; in jüngster Zeit hat dieselbe in dem schwedischen Forscher Arrhenius einen dezidierten Anhänger gefunden. Allerdings ist es recht bezeichnend, daß derjenige, welcher der Lehre von der Ewigkeit oder vielmehr

der ewigen Kontinuität des organischen Lebens eine schärfere Fassung gab, der Arzt H. E. Richter, auf diesen Gedanken durch die Lektüre von Flammarions kosmischen Abenteuerromanen gekommen war. Nach Richters Auffassung schweben im Weltraume winzige Lebewesen, Zellen oder aus Zellen zusammengesetzte Individuen, welche, wenn sie z. B. durch Meteoriten auf einen bewohnbaren Weltkörper gelangen, sich durch selbsteigene Tätigkeit weiter entwickeln und das ganze Reich der Organismen aus sich erzeugen. Gegenüber den Einwänden, die von verschiedenen Seiten gemacht wurden, und die besonders den Transport der Lebenskeime durch glühende Meteoriten als unmöglich bezeichneten, ist diese Theorie mit etwas befremdendem Wohlwollen von Lord Kelvin und Helmholtz in Schutz genommen worden; sie läßt sich indessen, wie besonders Arrhenius eingehend gezeigt hat, in der ursprünglichen Fassung nicht mehr aufrechterhalten. Statt eines Transportes durch Meteoriten nimmt Arrhenius an, daß die kleinsten Lebenskeime (Sporen von Bakterien und andern Mikroorganismen) durch den Strahlungsdruck in den Weltenraum hinausgeschleudert werden und daß sie dann nicht nur fremde Planeten, sondern auch fremde Sonnensysteme im lebensfähigen Zustande erreichen können. Man hat dagegen eingewendet, daß solche im Weltenraume schwebende Lebenskeime durch weitgehende Austrocknung, intensive Kälte und ultraviolette Bestrahlung zugrunde gehen müssen, was indessen mit Rücksicht auf gewisse experimentelle Erfahrungen aus jüngster Zeit nicht unbedingt notwendig erscheint. Als ein für seine Theorie günstiges Moment hätte Arrhenius auch anführen können, daß diese niedersten Lebewesen, die nach der Panspermietheorie die ewigen Uranfänge des Lebens sein sollen, schon lange von Weismann und anderen Biologen als (potentiell) unsterblich bezeichnet worden sind: von unsterblichen Wesen nimmt man ja gerne an, daß sie auch eine Präexistenz in infinitum gehabt haben. Trotzdem bleibt die Annahme, daß seither zwischen werdenden und vergehenden Himmelskörpern und Sonnensystemen seit Ewigkeit kleine, aus Eiweißkörpern und Phosphatiden bestehende Partikel herumschwärmen und in aller Ewigkeit herumschwärmen werden, ein Gedankenmonstrum, das wohl wenig Aussicht hat sich im Kampfe der Ideen zu erhalten.

Wenden wir uns nun zu der zweiten Alternative, so betreten wir ein Gebiet, wo es dem Physiologen vom Fach fast unheimlich zu Mute wird. Denn die Frage von der Entstehung des Organischen gehört, wie schon Nägeli, sonst ein überzeugter Anhänger der Urzeugungshypothese, betont hat, zum innersten Heiligtum der Physiologie; dieses letzte und höchste Problem erscheint noch heute den meisten Physiologen so verwickelt und schwierig, daß sie nur etwa gelegentlich und bloß im allgemeinen sich darüber auszusprechen wagen. Umgekehrt wird heute wie zu Nägelis Zeiten dies Bedenken weniger schwer von den Nichtphysiologen empfunden, und so muß die Physiologie noch immer die Erfahrung machen, daß ihr schwierigstes Problem nicht nur von beschreibenden Naturforschern, sondern auch von Philosophen, Theologen und Literaten aller Art in einer Flut von Schriften bearbeitet wird. In dieser Darstel-

lung müssen wir uns natürlich auf einige Punkte von prinzipieller Wichtigkeit beschränken.

Von den Gegnern der Urzeugungshypothese wird gewöhnlich darauf hingewiesen, daß schon die Organisation der niedersten uns bekannten Lebewesen so kompliziert ist, daß die Kluft zwischen Organischem und Unorganischem mit vertiefter Erkenntnis keineswegs überbrückt, sondern für jeden Tag größer wird. Ein winziger Mikrokokkus, den man früher für ein homogenes Eiweißklümpchen hielt, besitzt nicht nur einen sehr komplizierten Bau, sondern auch ein Sinnesleben, das in Schärfe und Differenzierung unter Umständen das menschliche übertrifft; wie ist es möglich, fragt man, daß ein so hoch organisiertes Gebilde mit einmal aus toter Materie entstehen sollte? Demgegenüber muß betont werden, daß von den Anhängern der Urzeugungshypothese heutzutage wohl niemand daran denkt, daß einige von den uns bekannten, jetzt lebenden Organismen die Uranfänge des Lebens darstellen sollten; im Gegenteil hat schon vor 30 Jahren Nägeli mit aller Schärfe betont, daß die Wesen, die einer spontanen Entstehung fähig seien, eine viel einfachere Beschaffenheit haben müssen und deshalb auch viel kleiner sein müssen als die niedrigsten Organismen, die uns das Mikroskop zeigt. Für diese hypothetischen Urorganismen, deren Existenz man eventuell durch ihre zersetzende Wirkungen, nicht aber durch direkte Wahrnehmung feststellen könnte, schlug Nägeli den Namen Probien vor.

Die Frage von der Existenz einer mikroskopisch unsichtbaren Organismenwelt gewann ein aktuelles Interesse, als vor einigen Jahren die Erfindung des Ultramikroskops ungeahnte Perspektiven nach dieser Richtung zu eröffnen schien. Während früher die Grenze der mikroskopischen Wahrnehmung bei Anwendung der besten Objektive praktisch genommen $^1/_4$ μ betrug (1 μ = 0,001 mm), ist es mittels der ultramikroskopischen Beleuchtungsmethode möglich, die Existenz von Teilchen bis zu einer Lineardimension von 5 μμ (1 μμ = 0,000001 mm) zu erkennen, also bis zu Größen, die nicht mehr weit von den molekularen Dimensionen gewisser Eiweißkörper liegen. In den ersten Jahren der Ultramikroskopie tauchten nun von verschiedenen Seiten Angaben auf, nach denen Mikroorganismen, die jenseits der mikroskopischen Wahrnehmung stehen, etwas ungemein Häufiges und Gewöhnliches sein sollten. Indessen haben diese Angaben einer kritischen Nachprüfung nicht standgehalten, und es ist gewiß von schwerwiegender Bedeutung, daß ein so erfahrener Mikrobiologe wie Molisch aus seinen mikroskopischen und ultramikroskopischen Untersuchungen den Schluß zieht, daß kein einziger Mikroorganismus mit Sicherheit nachgewiesen ist, der von ultramikroskopischer Größe wäre; überall, wo man auf Grund gewisser Stoffwechselprozesse auf die Anwesenheit von Mikroorganismen schließen konnte, waren diese auch mit den gewöhnlichen Systemen zu erkennen, besaßen also jedenfalls eine $^1/_4$ μ übersteigende Größe. Dies auf dem Wege der Empirie gewonnene Resultat stimmt auffallend gut mit gewissen Berechnungen von Berthold und Errera überein, die sich auf die Relationen zwischen Zellgröße und Molekulargröße beziehen. Aus der Größe und dem Ge-

wicht der Eiweißmoleküle berechnet Errera, daß ein hypothetischer Mikrokokkus von 0,1 μ Durchmesser höchstens 10000, ein solcher von 0,05 μ Durchmesser nur 1000 Eiweißmoleküle und ein solcher von 0,01 μ nur 10 Eiweißmoleküle enthalten würde. Auf Grund dieser Berechnungen erscheint es höchst unwahrscheinlich, daß es Lebewesen geben könnte, die einige 100 mal kleiner wären als die kleinsten uns bekannten; vielmehr sind die kleinsten existierenden Bakterien sicher nicht viel kleiner als diejenigen, die wir schon mit den gewöhnlichen Mikroskopen entdecken können. Auch die Tatsache, daß die Gewebezellen der Tiere und Pflanzen, wie wir sie schon gesehen haben, nie unter eine gewisse Grenze heruntergehen, hat vielleicht analoge Ursachen.

So erscheint also die Hoffnung, auf ultramikroskopischem Wege der Anfangsstadien des Lebens habhaft zu werden, ziemlich aussichtslos: mit einem unbekannten Reich der Probien haben wir gegenwärtig nicht zu rechnen. Im allgemeinen scheinen die Anhänger der Urzeugungshypothese jetzt darüber einig zu sein, daß eine Generatio spontanea gegenwärtig nicht mehr auf unserem Planeten stattfindet, vielmehr wird dieser Prozeß in die graue Urzeit verlegt, und mit dieser zeitlichen Verschiebung ist dann auch der Phantasie ein ziemlich weiter Spielraum gewährt. Von den auf diesem fruchtbaren Boden wuchernden Hypothesen hat wohl die von Pflüger schon in den siebziger Jahren aufgestellte Cyanhypothese das größte Interesse geweckt. Pflüger geht von der Überlegung aus, daß zu der Zeit, wo die Erde noch ganz oder partiell in feurigem oder erhitztem Zustande war, Cyanverbindungen und andere Konstituenten des Eiweißes, wie Kohlenwasserstoffe, Alkoholradikale usw. synthetisch in der Hitze entstanden und dann während der unermeßlich langen Zeiträume, in denen die Abkühlung der Erdoberfläche sich vollzog, ihrer großen Neigung zu Umsetzung und Polymerisation folgen konnten, so daß unter Mitwirkung des Sauerstoffs und später des Wassers und der Salze „jenes selbstzersetzliche Eiweiß entstand, das lebendige Materie ist". Wenn man bedenkt, daß wir gegenwärtig Fermente kennen, welche imstande sind, Eiweißkörper aus Albumosen, ja sogar aus Aminosäuren synthetisch aufzubauen, so können wir uns vielleicht ein eiweißartiges Ferment vorstellen, das imstande wäre, aus einfacheren Bestandteilen (Aminosäuren) sich selbst katalytisch aufzubauen. Dann hätten wir nun etwas, das allerdings kein Organismus wäre, aber trotzdem Assimilation und Wachstum zeigen würde, etwa wie das merkwürdige Contagium vivum der gelbgescheckten *Abutilon*- und *Ligustrum*-Blätter, das nach Baurs Untersuchungen imstande ist, Stoffe, die mit ihm identisch sind, aus anderen Verbindungen abzuspalten oder Stoffe dieser Art synthetisch aufzubauen. In diesem rätselhaften Etwas, daß assimilieren und wachsen kann, dabei keine Organisation zeigt, könnte man vielleicht, ohne der Phantasie einen gar zu großen Spielraum zu gewähren, ein Relikt der sonst verschollenen Urorganismen erblicken.

Wenn man schließlich gegen die Urzeugungshypothese einwendet, daß es trotz aller eifrigen Versuche doch der experimentellen Forschung nicht gelungen ist, auch nur den einfachsten Mikroorganismus künstlich darzustellen, so ist

ein solcher Einwand ziemlich unüberlegt. Wer eine Lokomotive bauen will, muß Eisen haben, und er muß wissen, wie es in der Maschine inwendig aussieht; allein die komplizierten Eiweißkörper, die beim Aufbau eines Bakteriums ebenso notwendig wären wie das Eisen für die Lokomotive, können wir gar nicht darstellen, und die wirkliche Organisation des Protoplasmas ist uns gänzlich unbekannt; wie kann man da verlangen, daß wir etwas aufbauen sollten, dessen Struktur wir gar nicht kennen? Wenn man sich aber die gewaltigen Fortschritte vergegenwärtigt, welche die Biochemie in den letzten Jahren gemacht hat und voraussichtlich noch machen wird, wenn man sich der wunderbaren Erscheinungen erinnert, die uns besonders Rhumbler als Nachahmungen der Lebensvorgänge vorgeführt hat, wenn man schließlich bedenkt, wie jung und unerfahren die ganze Wissenschaft vom Leben noch heute ist, so gerät auch ein kritischer Forscher leicht in eine Stimmung, wo ihm der Gedanke an die künstliche Darstellung einfachster Organismen nicht mehr als tolles Hirngespinst vorkommt. Allerdings ruft dieser Gedanke auch lebhafte Gedanken wach, und es tauchen andere Fragen auf, die sich auf das Wesen der Materie und andere erkenntnistheoretische Probleme beziehen, deren Erörterung aber in dieser Darstellung unterbleiben muß.

Literatur

zu den Kapiteln über Protoplasma, zellulären Bau, Elementarstruktur, Mikroorganismen, Urzeugung.

Die wichtigsten Hauptwerke über die Morphologie und Physiologie des Protoplasmas sind auf dem botanischen Gebiete: PFEFFER, 1897—1904: Pflanzenphysiologie I, II; CZAPEK 1905: Biochemie der Pflanzen I, II; JOST, 1908: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, HABERLANDT, 1909: Physiologische Pflanzenanatomie. Von älteren Arbeiten: SACHS, 1882: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie und BERTHOLD, 1886: Studien über Protoplasmamechanik. — Auf dem zoologischen Gebiete: OSCAR HERTWIG, 1912: Allgemeine Biologie; HEIDENHAIN 1907—1911: Plasma und Zelle; GURWITSCH, 1904: Morphologie und Biologie der Zelle; VERWORN, 1909: Allgemeine Physiologie. Ferner HÖBER, 1911: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. In den zoologischen Werken auch geschichtliche Überblicke mit Hinweis auf die ältere Literatur.

Über die Chemie und die Physik des Protoplasmas außer den oben erwähnten Arbeiten: ABDERHALDEN, 1909: Lehrbuch der physiologischen Chemie; COHNHEIM, 1911: Die Eiweißkörper; BANG, 1911: Chemie und Biochemie der Lipoide; OSBORNE, 1910: Ergebnisse der Physiologie Bd. 10. Über kolloidchemische Fragen vgl. man (außer dem schon erwähnten Werke von HÖBER); WO. OSTWALD, 1911: Grundriß der Kolloidchemie; ZSIGMONDY, 1912: Kolloidchemie; BECHHOLD, 1912: Die Kolloide in Biologie und Medizin; ROBERTSON, Die physikalische Chemie der Proteine, außerdem Abhandlungen und Artikel in Zeitschr. f. Chemie und Industrie der Kolloide, herausg. von WO. OSTWALD.

Über die osmotischen Eigenschaften der Zellen und die Lipoidtheorie: OVERTON, Vierteljahrschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich 40 (1895) und 44 (1899), Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXIV (1900), Studien über Narkose (1901), Pflügers Arch. 92 (1902). Vgl. auch die zusammenfassende Darstellung von OVERTON in NAGELS Handbuch der Physiologie des Menschen II (1907). Die Arbeiten von NATHANSOHN, KÜSTER und RUHLAND sind publiziert im Jahrb. f. wiss. Botanik (1904, 1908, 1911, 1912). Dazu CZAPEK, 1911: Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen.

Die Notwendigkeit der Unterscheidung zwischen aktiver und passiver Stoffaufnahme ist mit besonderem Nachdruck von PFEFFER hervorgehoben worden in Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen Bd. II, S. 299—312.

Über Elementarstruktur ist außer den zoologischen Werken von HEIDENHAIN, HERTWIG und GURWITSCH auf dem botanischen Gebiete zu nennen: WIESNER, 1892: Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz.

Über Urzeugung und damit zusammenhängende Fragen: NÄGELI, 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre; WEISMANN, 1913: Vorträge über Deszendenztheorie; WUNDT, 1911: Naturwissenschaft und Psychologie; MOLISCH, 1908: Über Urmikroorganismen, Bot. Zeitung. Ferner verschiedene Arbeiten von ROUX, PRZIBRAM, LEHMANN, LIESEGANG u. a. im Archiv f. Entwickelungsmechanik. Eine deutsche Ausgabe der PASTEURschen Arbeit in OSTWALDS Klassiker Nr. 39.

BEWEGUNGEN DER CHROMATOPHOREN.[1])

Von

G. Senn.

Licht als Reiz.

Während die Plasmaströmung durch richtungslose Reize hervorgerufen wird, machen sich bei den Bewegungen der Chlorophyllkörner vorwiegend richtende Reize geltend. In erster Linie ist es das Licht, welches die Bewegungen resp. die Anordnung der Chlorophyllkörner bedingt.

Wird z. B. eine Pflanzenzelle durch eine enge Spalte hindurch nur teilweise während einiger Stunden dem diffusen Tageslicht ausgesetzt, während der übrige Teil verdunkelt bleibt, so sammeln sich die Chlorophyllkörner, vom Licht angelockt, an der belichteten Stelle an: sie reagieren positiv phototaktisch (Fig. 1), gerade wie freischwimmende Algenschwärmer.

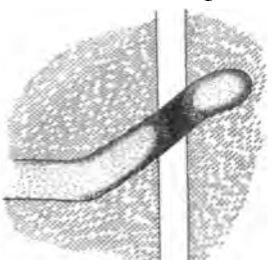


Fig. 1. Vaucheria; Schlauchende. Chromatophorenansammlung über einer schmalen Spalte, durch welche Licht mittlerer Intensität einfällt. Vergr. 200.

Läßt man aber das direkte Sonnenlicht durch die Spalte fallen, so wandern die Chlorophyllkörner unter der Spalte weg und begeben sich in die beschatteten Teile der Zelle; sie haben also negativ phototaktisch reagiert.

Auf dieser Fähigkeit, unter allen Umständen die günstigste Lichtintensität aufzusuchen, beruhen die zahlreichen Typen der Chromatophorenanordnung, die wir im Pflanzenreich antreffen.

Die Pflanzenzelle in optischer Beziehung.

Die Pflanzenzelle stellt nämlich in optischer Beziehung eine Hohlkugel oder einen Hohlzylinder dar, dessen Wandung — bestehend aus Zellmembran und Protoplasma — ein relativ hohes Lichtbrechungsvermögen besitzt, das ungefähr demjenigen des Glases entspricht (1,48 bis 1,50). Das Innere der Zelle wird vom Zellsaft erfüllt, dessen Lichtbrechung von derjenigen des Wassers kaum abweicht (1,34).

Taucht man eine zylindrische Zelle in Wasser, so erfahren die senkrecht zu ihrer Längsachse einfallenden Lichtstrahlen nur eine geringe Brechung; das

1) Professor Lidforss hatte eine Darstellung dieses Gegenstandes in der vorstehenden Abhandlung geplant. Die kurzgefaßten, nicht illustrierten Daten hatte der Autor jedoch, ganz kurz vor seinem Tode, selbst im Manuskripte gestrichen. Da die Redaktion aber doch sehr wünschte, die hierher gehörenden interessanten Erscheinungen an dieser Stelle erwähnt zu sehen, hat Herr Professor Dr. Senn bereitwilligst eine mit den nötigen Illustrationen versehene Übersicht geschrieben, die als ein in bester Bedeutung überkompensierender Ersatz des entfernten Stücks aufzufassen ist. Die Redaktion.

Protoplasma wird deshalb überall, wenn auch in verschiedener Intensität, belichtet. Infolgedessen bilden die Chromatophoren auf der direkt belichteten Vorderseite einen etwas dichteren Belag, als auf den Flanken und der Rückseite; gewöhnlich wird der Belag aber nicht unterbrochen. (Fig. 2A, B.)

Wird dagegen die Zelle von Luft umgeben, wie dies bei den Landpflanzen fast stets der Fall ist, so werden die äußersten noch in die Zelle eintretenden Strahlen durch Membran und Protoplasma so stark abgelenkt, daß sie in den Zellsaft eintreten, darin eine bestimmte Strecke weit verlaufen und dann wieder durch das Protoplasma austreten (Fig. 2 D). Infolgedessen bleibt in jeder Zellflanke eine bestimmte Partie des Protoplasmas ohne Licht, während Vorder- und Rückseite belichtet ist. Die anfangs in den Flanken liegenden Chromatophoren wandern nun im Licht mittlerer Intensität nach der belichteten Vorder- und Hinterseite aus, und es resultiert daraus die so verbreitete zweiseitige Lagerung der Chromatophoren (Fig. 2C, D), die im einschichtigen Moosblatt (Fig. 3) und im Schwammparenchym des Laubblattes (Fig. 6A) höherer Pflanzen gewöhnlich beobachtet wird.

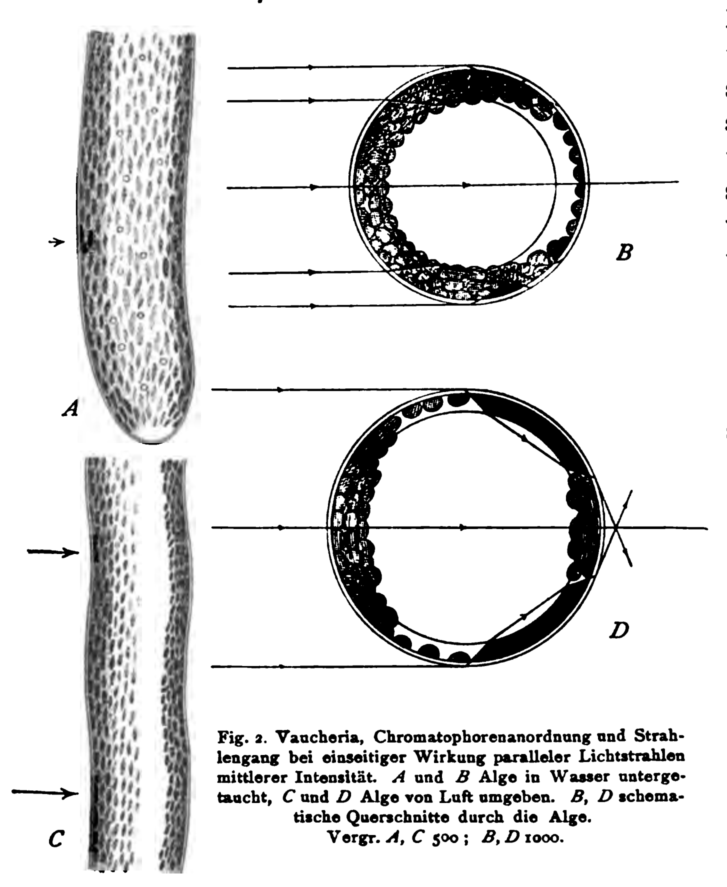


Fig. 2. Vaucheria, Chromatophorenanordnung und Strahlengang bei einseitiger Wirkung paralleler Lichtstrahlen mittlerer Intensität. *A* und *B* Alge in Wasser untergetaucht, *C* und *D* Alge von Luft umgeben. *B*, *D* schematische Querschnitte durch die Alge. Vergr. *A*, *C* 500; *B*, *D* 1000.

Bei direkter Besonnung suchen die Chromatophoren die verdunkelten Flanken auf und lassen die zu stark bestrahlte Vorder- und Rückseite entblößt (Fig. 7C).

Leuchtmoos.

Erhalten die Flanken der von Luft umgebenen Zellen infolge der Kleinheit oder der brennspiegelartigen Gestalt der Zelle (Vorkeim des Leuchtmooses Fig. 4A) bei einseitiger Beleuchtung mit optimaler Intensität ebensoviel Licht wie die Vorderseite, so wandern die Chromatophoren nach der Hinterwand aus, weil letztere infolge der Wirkung der vorderen Zellhälfte als Sammellinse am stärksten beleuchtet ist. Auf diese Art kommt es oft zu einer Reflexion des Lichtes gegen

Drehungsbewegungen.

die Lichtquelle zu, die um so auffallender ist, als das zurückgestrahlte Licht die Farbe der Chromatophoren angenommen hat: beim Vorkeim des höhlenbewohnenden Leuchtmooses erscheint es smaragdgrün, bei einer gelben Flagellate (*Chromulina Rosanoffii*) kommt dadurch ein prächtiger Goldglanz zustande. (Fig. 4 B.)

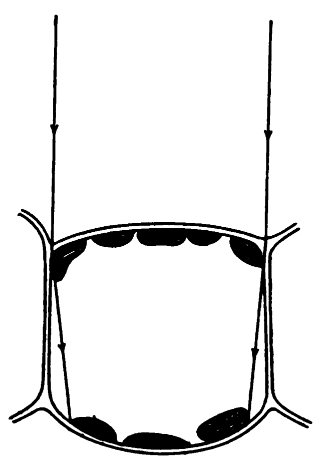


Fig. 3. Funaria-Blattzelle, Querschnitt. Gang der Lichtstrahlen durch eine von Luft umgebene Zelle. Vergr. 750.

An diese Art der Chromatophoren - Anordnung läßt sich die Drehung des Chromatophors der Süßwasseralge *Mesocarpus* (*Mougeotia*) anschließen. Jede der zu unverzweigten Fäden vereinigten Zellen dieser Alge enthält eine einzige ebene rechteckige Chlorophyllplatte, welche mit ihren beiden Längskanten der Innenseite der Zellwand anliegt. (Fig. 5 A.) Da sich diese Chlorophyllplatte um ihre Längsachse, die mit derjenigen der Zelle zusammenfällt, drehen kann, ist sie imstande, sich zum Lichte stets so einzustellen, daß sie davon die ihr zusagende Menge auffangen kann. Bei mittlerer Lichtintensität stellt sie sich zu den Strahlen senkrecht ein, offenbar um möglichst viel Licht zu absorbieren. (Fig. 5 A, B.) Ändert sich die Lichtrichtung, so führt der Chromatophor eine entsprechende Drehung aus. Wird das Licht bei gleicher Einfallsrichtung zu stark, wirkt z. B. direktes Sonnenlicht, so dreht sich die Platte um 90°, so daß sie den ihrem Chlorophyllfarbstoff schädlichen Strahlen nur ihre schmale Kante zukehrt, also möglichst wenig Licht auffangen muß. (Fig. 5 C, D.) Interessant ist dabei die Tatsache, daß bei dieser Drehung der Chlorophyllplatte an Ort

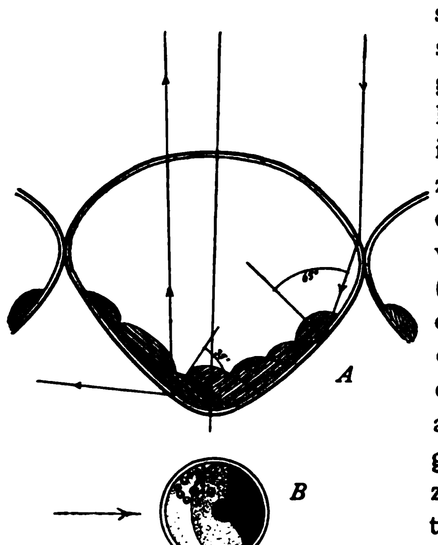


Fig. 4. *A* Zelle eines Vorkeims des Leuchtmooses (Schistostega). Reflexion der Strahlen an der Hinterwand. *B* Chromulina Rosanoffii, auf dem Wasser schwimmende Zelle, einseitig belichtet. Vergr. Fig. *A* 1500, Fig. *B* 1850.

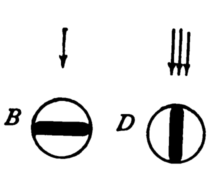


Fig. 5. Mesocarpus mit axial gelagerter Chlorophyllplatte. *A*, *B* Flächenstellung in Licht mittlerer Intensität. *C*, *D* Profilstellung in direktem Sonnenlicht. Fig. *B* und *D* schematische Zellquerschnitte. Vergr. 340.

und Stelle unter der Wirkung mittlerer Lichtintensität die blaue und die rotgelbe Hälfte des Spektrums wirksam ist. Bei höherer Lichtintensität rufen aber nur die blauvioletten Strahlen die Profilstellung hervor, während die für den Chlorophyllfarbstoff unschädlichen rotgelben Strahlen auch bei einer Intensität, welche unser Auge schmerzt, stets die zum Lichteinfall senkrechte Flächenstellung hervorrufen. Dies ist um so auffallender, als bei den übrigen Ortsveränderungen der Chromatophoren innerhalb der Zelle bei mittlerer wie bei hoher Lichtintensität vorwiegend die blauvioletten Strahlen wirksam sind, während die für die Verarbeitung der Kohlensäure so wichtigen gelbroten Strahlen nur eine geringe Wirkung haben.

Palisadenzellen.

In den zur Oberfläche der Laubblätter senkrecht stehenden zylindrischen Palisadenzellen werden die Flanken von den konvergent einfallenden Strahlen des diffusen Tageslichts allseitig gleichmäßig beleuchtet. Unter diesen Umständen werden die Chlorophyllkörner durch chemische Reize veranlaßt, sich auf den an Luft grenzenden Wandpartien anzusammeln, während sie die an Nachbarzellen stoßenden Stellen ihrer Membran meiden (Fig. 6 A, B). Infolgedessen bleiben die zur allgemeinen Lichtrichtung senkrecht stehenden Vorder- und Hinterenden dieser Zellen von Chlorophyllkörnern entblößt. Die genau senkrecht auf das Blatt einfallenden Strahlen gehen also, ohne auf Chlorophyllkörner zu treffen, durch Epidermis und Palisadenzellen durch und gelangen fast ungeschwächt in die darunter liegenden, zur Blattoberfläche parallel orientierten Schwammparenchymzellen. Infolgedessen erhalten deren Chlorophyllkörner, die der Ober- und Unterseite der Zellen anliegen, noch relativ starkes Licht. Das Laubblatt repräsentiert also ein außerordentlich gut organisiertes Absorptionsorgan für alles Licht optimaler Intensität.

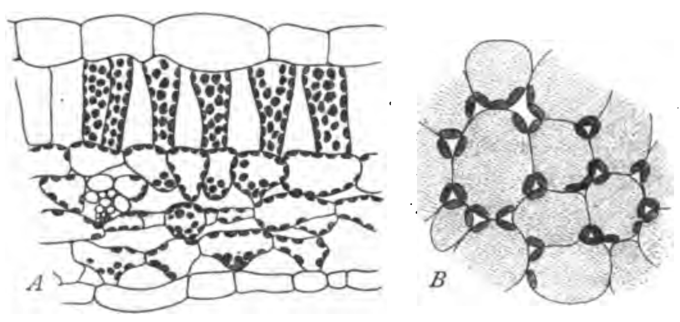


Fig. 6. Chromatophorenanordnung in Laubblättern bei diffuser Beleuchtung. *A* Bohnenblatt, Querschnitt. Vergr. 340. *B* Blumenkohlblatt, Querschnitt durch die Palisadenzellen. Vergr. 430.

Temperatur.

Die Chlorophyllkörner reagieren auf diese Lichtreize nicht stets in derselben Weise. So übt die Temperatur auf die Chlorophyllkörner insofern einen deutlichen Einfluß aus, als diese bei mittleren Temperaturen höhere Lichtintensitäten aufsuchen, als bei niedriger Temperatur. Die Chlorophyllkörner erfahren somit durch Temperaturschwankungen dieselbe phototaktische Umstimmung, wie freischwimmende Algenzellen.

Assimilation.

Alle diese Lichtreaktionen erfolgen übrigens nur dann prompt, wenn die Chromatophoren der Kohlensäureassimilation fähig sind. Fehlt ihnen diese Fähigkeit völlig, wie den Leukoplasten aus Mangel an Chlorophyll, oder nur vorübergehend wegen allzu großen Stärkegehalts, so sind sie für Lichtreize unempfind-

lich, reagieren aber um so prompter auf die von ihrer Zelle oder von Nachbarzellen ausgehenden Reize, die aller Wahrscheinlichkeit nach chemischer Natur sind. Sie begeben sich, gerade wie die assimilierenden Chromatophoren in der Dunkelheit, auch im Lichte zum Zellkern oder nach den Fugenwänden (Fig. 7 B), mit denen die Zellen an ihre lebenden Nachbarzellen grenzen. Nach Verminderung des Stärkegehalts kehrt die Lichtempfindlichkeit der grünen Chromatophoren zurück.

Chemische Reize.

Als chemische Reizstoffe, welche die Chromatophoren anlocken, konnten Kohlensäure, Sulfate und einige organische Wanderstoffe der Pflanzen, z. B. Traubenzucker, festgestellt werden.

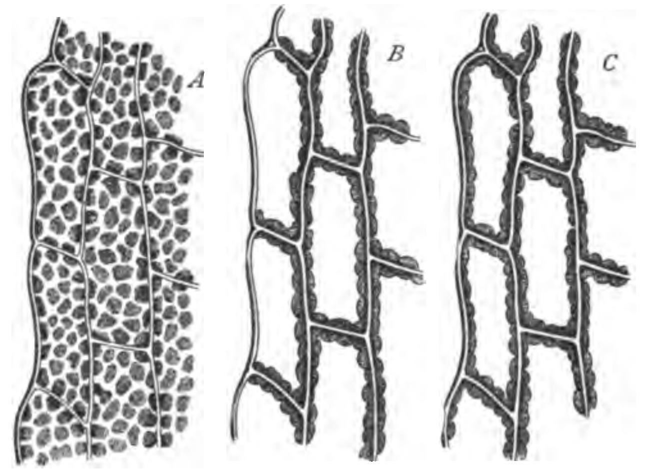


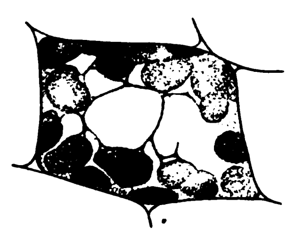
Fig. 7. Funaria, Flächenansicht des Blattrandes, Chromatophorenanordnung. *A* in diffusem Licht, *B* im Dunkeln. *C* Blattfläche senkrecht von oben besonnt. Vergr. 340.

Wie freischwimmende einzellige Organismen reagieren die Chromatophoren auch auf Temperaturreize, wenn diese ausgesprochen einseitig wirken. So fliehen sie z. B. die Blattoberseite, wenn diese im Winter bereift wird, und sammeln sich am inneren Ende der Palisadenzellen an.

Die Chromatophorenbewegungen, welche auf andere von der Zelle ausgehende aber noch nicht näher analysierbare Reize, wie Zellteilung, Alter, Verletzung der Nachbarzelle usw. erfolgen, können hier nicht näher behandelt werden.

Selbständigkeit der Chromatophorenverlagerungen.

Von den Bewegungen des Protoplasmas — sowohl von langsamen Umlagerungen wie von raschen Strömungen — sowie von den Verlagerungen des Zellkerns sind die in lebenskräftigen Zellen eintretenden Chromatophorenverlagerungen unabhängig. Nur die durch eine Schädigung der Zelle verursachte Rotationsströmung des Protoplasmas vermag die Chlorophyllkörner mitzureißen. Ihre Festsetzung im Protoplasma sowie ihre Beweglichkeit beruht selten auf amöboider Formveränderung, meistens dagegen auf der Tätigkeit der sie direkt umgebenden farblosen plasmatischen Hülle, welche feine pseudopodienartige Stränge aussendet und die Chromatophoren in der von diesen Strängen angenommenen Richtung fortbewegt (Fig. 8). Obwohl diese farblosen Hüllen protoplasmatischer Natur sind, scheinen sie in physiologischer Beziehung mit den Chromatophoren eine Einheit zu bilden.


Fig. 8. Funaria. Blattzelle, Chromatophoren in Bewegung begriffen, daran die sie bewegenden farblosen Stränge sichtbar. Vergr. 530.

Daß die Verschiedenheit in der Lagerung der Chromatophoren die Färbung der sie enthaltenden

Organe beeinflußt, ist durch Böhm (1863) und Stahl (1880) festgestellt worden, nachdem schon Sachs (1859) auf einem besonnten Laubblatt, dessen Temperatur mit einem davorgehaltenen Thermometer bestimmt werden sollte, die dunkelgrüne Silhouette des Instruments auf hellgrünem Untergrund sich hatte abzeichnen sehen.

Die Beweglichkeit der Chromatophoren ist für sie selbst und mittelbar auch für die sie enthaltende Pflanze von großer Bedeutung, werden sie doch dadurch in den Stand gesetzt, unter den verschiedensten äußeren und inneren (von der Zelle ausgehenden) Einflüssen die ihnen günstigsten Stellen aufzusuchen und dadurch ihren empfindlichen Chlorophyllfarbstoff vor schädlichen Einwirkungen zu bewahren.

Literatur.

SENN, G. 1908: Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig.
Vgl. auch JOST, L.: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.

MIKROBIOLOGIE.

ALLGEMEINE BIOLOGIE DER PROTISTEN.

VON

MAX HARTMANN.

Seit der Entdeckung der Kleinlebewesen in Süß- und Meerwasser im 17. Jahrhundert durch Leeuwenhoeck haben dieselben in der Wissenschaft vom Leben fortgesetzt eine große Rolle gespielt. Für die Biologie im modernen Sinne gewannen sie besondere Bedeutung, als die Mikroorganismen in Zusammenhang mit der Zellenlehre gebracht werden konnten und der Nachweis geführt wurde, daß hier großenteils Organismen vorliegen, bei denen sich das ganze Lebensgetriebe an einer einzigen Zelle abspielt. Obwohl man nun erkannt hatte, daß es einerseits Organismen von mikroskopischen Dimensionen gibt, die zu den höheren, vielzelligen (heteroplastiden) Tieren gehören, und daß anderseits viele einzellige Organismen oder den einzelligen Mikroorganismen nahestehende Formen, makroskopisch sichtbar sind, so werden doch die Ausdrücke Mikroorganismen und Mikrobiologie nur auf die einzelligen Mikroorganismen angewendet, ja sogar auf jene einzelligen Formen von makroskopischer Größe ausgedehnt. Der vulgäre Ausdruck „Mikroorganismen" hat daher eine ganz andere Färbung gewonnen und deckt sich ungefähr mit dem Begriff Protisten, unter welchem Namen Häckel die einzelligen tierischen und pflanzlichen Formen als drittes Organismenreich den echten vielzelligen Tieren (Metazoen) und Pflanzen (Metaphyten) gegenübergestellt hat. Uns erscheint jedoch eine noch weitere Fassung des Protistenreichs nach der pflanzlichen Seite hin geboten, da man weder morphologisch noch physiologisch eine Grenze ziehen kann zwischen den Algen und Pilzen, die rein einzellig oder in kolonialen Verbänden auftreten, und jenen, bei denen eine Differenzierung verschiedener Zellen eines Zellverbandes schon eingesetzt hat. Die Protisten umfassen somit systematisch die Protozoen oder Urtiere und jene Gruppen von niederen pflanzlichen Organismen, die die Botaniker als Tallophyten zusammenfassen.

Das Studium der Mikroorganismen oder Protisten im weitesten Sinne hat nun für einzelne Probleme der allgemeinen Biologie eine große, ja entscheidende Bedeutung gewonnen. Studien an einzelligen Tieren waren es, die Max Schulze die Protoplasmatheorie auf die Tiere ausdehnen ließen, und Pringsheim hat an kolonialen Verbänden einzelliger pflanzlicher Organismen (Algen) im Prinzip das Wesen der Befruchtung entdeckt. Und wieder waren es ein-

zellige Urtiere, an denen Bütschli einerseits die moderne Richtung der Zellen- und Befruchtungslehre angebahnt, anderseits die Grundlagen für die Auffassung von der Statik und Dynamik der Zelle geliefert hat. Schließlich haben Bakterien, Hefepilze und andere pflanzliche Protisten, nachdem hauptsächlich durch Pasteur und Rob. Koch die Methoden der Reinkultur eingeführt worden waren, zu den bedeutsamen Entdeckungen über die Physiologie des Stoffwechsels der Zelle und den Kreislauf der Stoffe in der organisierten Natur geführt. Viele mikrobiologische Tatsachen sind daher in diesen wie in den übrigen biologischen Bänden der Kultur der Gegenwart (vgl. namentlich den Artikel R. v. Hertwigs „Die einzelligen Organismen" im zoologischen Teil des zweiten biologischen Bandes der K. d. G.) eingehender dargestellt. Manche biologische Befunde und Anschauungen, die von allgemein theoretischer Bedeutung sind, oder denen praktisch eine einschneidende Wirkung auf das menschliche Leben und die menschliche Kultur zukommt, haben jedoch in diesen Kapiteln keinen Platz gefunden, so daß eine gesonderte Darstellung der Mikrobiologie notwendig wurde. Dazu kommt noch, daß Bakteriologie und neuerdings auch die Protozoenkunde sich zu einer besonderen Wissenschaft ausgebildet haben. Ein großer Teil des neu errungenen Tatsachenmaterials speziell der Protozoenkunde hat aber vielfach noch nicht die ihm gebührende Berücksichtigung für die in Frage kommenden allgemein biologischen Probleme gewonnen, und es besteht immer noch die Tendenz, speziell in cytologischen Fragen die an den Protisten zutage tretenden Erscheinungen einseitig in die an höheren Organismen, Pflanzen oder Tieren gewonnenen Anschauungen und Begriffe einzuordnen, resp. sie davon abzuleiten.

Die hier gegebene Darstellung der Mikrobiologie oder allgemeinen Biologie der Protisten ist daher einerseits nur eine Art Brockensammlung, die spezielle Fragen der Protistenbiologie von allgemein theoretischer oder praktischer Bedeutung nachholt, anderseits eine Tendenz- und Programmschrift, die die Bedeutung der neueren Protistenforschung für die allgemeine Biologie ins rechte Licht zu stellen sucht. Es kann somit keine systematische, sondern nur eine mehr aphoristische Behandlung einzelner Fragen, die nach Ansicht des Verfassers besonderes Interesse beanspruchen, geboten werden.

Zelle und Energide.

Als ein Zentralproblem der Biologie muß nach wie vor die Zellen- oder Protoplasmatheorie angesprochen werden. Das zeigt sich nirgends deutlicher als bei den Protisten; sind dieselben doch Organismen, die nur den Formwert einer einzigen Zelle aufweisen. Gerade bei ihnen handelt es sich aber vielfach um Zellen, auf die der Zellbegriff kaum, zum mindesten nicht in der Fassung als elementare Lebenseinheit angewandt werden kann. So finden wir auf der einen Seite Organismen wie die Bakterien und Cyanophyceen, denen manche Forscher eine tiefere Stufe der Organisation zusprechen als die einer Zelle, da ihnen einer der beiden wesentlichen Zellbestandteile, der Zellkern, abgehen soll. Wenn auch zugegeben werden muß, daß bei Anwendung des strengsten kritischen Maßstabes echte Kerne bei diesen Protisten bislang nicht erwiesen sind, so ist ihr Vorhandensein immerhin möglich, ja wahrscheinlich; man denke nur, wie

schwer Zellkerne bei Hefen und anderen niederen Pilzen nachzuweisen waren und teilweise noch sind. Somit ist es vielleicht nur eine Frage der Zeit, daß für die Cyanophyceen und Bakterien ihre echte Zellnatur dargetan wird.

Dagegen muß es heute schon als völlig gesicherte Tatsache gelten, daß ein großer Teil der sog. Einzelligen eine Organisation aufweist, die weit über den Begriff des Elementarorganismus hinausgeht. Denn es gibt Protozoen, Pilze und Algen, die nicht wie eine einfache Zelle stets nur ein Elementarindividuum repräsentieren, das sich nur durch Zweiteilung vermehren kann, sondern die infolge von Vielkernigkeit die Potenz zu einer großen Anzahl von Individuen enthalten, indem sie bei der Fortpflanzung entsprechend der Kernzahl in eine Menge neuer Individuen zerfallen. Der Würzburger Botaniker Sachs hat auf Grund dieser Verhältnisse schon vor 30 Jahren Bedenken gegen die allgemeine Gültigkeit der Zellenlehre ausgesprochen und an Stelle der Zelle die Energide als Elementareinheit eingeführt, wobei er als Energide jeden Kern mit der nach theoretischer Annahme unter seinem physiologischen Einfluß stehenden Plasmapartie definierte. Botanischerseits ist die Auffassung, daß die vielkernigen und dadurch vielwertigen Zellen keine Elementarzellen sind, ziemlich allgemein anerkannt. Und wenn sich auch der Energidenbegriff nicht ganz eingebürgert hat, so spricht man doch allgemein von polyenergiden Zellen, resp. nichtzelligen Pflanzen (vgl. Artikel Lidforss S. 265). Die Zoologen haben sich meist ablehnend gegenüber dieser Anschauung verhalten, wohl vorwiegend wegen der zu physiologischen und in diesem Sinne stark angreifbaren Fassung des Energidenbegriffes. Diese Schwierigkeit fällt aber weg, wenn man, wie das der Verfasser vorgeschlagen hat, die Energide nicht physiologisch, sondern morphologisch, resp. entwicklungsphysiologisch faßt. Hier soll der Begriff „polyenergide" Zelle nur das aussagen, daß in einer solchen Zelle bereits viele individualisierte Kerne (Energiden) vorhanden sind, die die Potenz haben, nach Isolierung mit einer beliebigen Portion Protoplasma ein typisches Individuum der Art zu bilden.

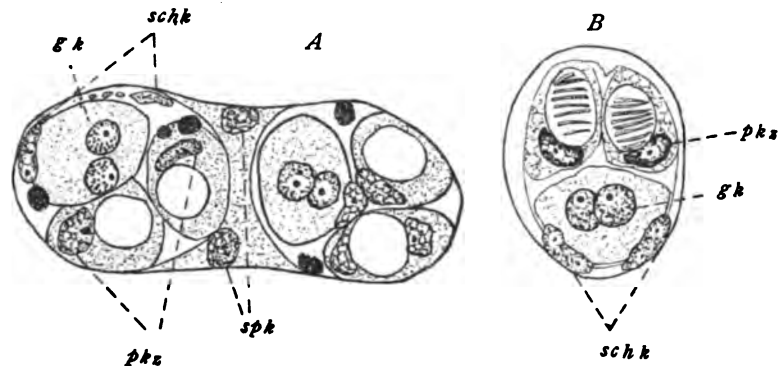


Fig. 1. Myxobolus Pfeifferi. Sporenbildung. *A* Pansporocyste mit den zwei Sporenanlagen; *B* eine fertige Spore. *gk* Gametenkerne, *pkz* Polkapselzellen, *schk* Schalenkerne, *spk* Pansporocystenkerne. Nach Keysselitz.

Gerade die neuere Protozoenforschung hat in auffallender Weise die Ungleichwertigkeit verschiedener Protozoenformen, speziell die Vielwertigkeit der komplizierteren Arten gezeigt. Nicht nur, daß, wie bei gewissen Algen und Pilzen, viele gleichwertige Kerne in einer polyenergiden Protozoenzelle sich finden, es gibt auch Formen, bei denen die einzelnen Kerne verschiedene physiologische

Bedeutung besitzen, indem einzelne nicht mehr vollwertig, sondern direkt analog den Somazellen der höheren Tiere zu besonderen Organellen umgewandelt sind. Ein auffallendes Beispiel hierzu liefern die Sporen der Myxosporidien, parasitischer Urtiere, die bei Fischen verheerende Seuchen hervorrufen. (Fig. 1.) Jede auf endogene Weise innerhalb einer polyenergiden Zelle (Plasmodium) entstehende Spore enthält außer der eigentlichen Fortpflanzungszelle besondere Polkapselzellen resp. Kerne und Schalenzellen resp. Kerne. Theoretisch noch interessanter ist der Nachweis, daß auch der Bewegungsapparat (Geißel, Basalkorn und Geißelkern) der Flagellaten durch Teilung von Kernen resp. Kernkomponenten gebildet wird.

Konstitution der Kerne.

Ehe wir aber diese Verhältnisse näher besprechen, erscheint es notwendig, auf die Konstitution der Protozoenkerne etwas näher einzugehen, die in neuerer Zeit durch morphogenetische Analyse in eine einheitliche Fassung gebracht werden konnten. Diese Auffassung ist zwar noch nicht allgemein anerkannt (vielfach auch mißverstanden worden), ja bei den der Protozoenforschung fernerstehenden Cytologen meist vollkommen unbekannt geblieben. Doch liegt schon heute ein außerordentlich großes Tatsachenmaterial vor, das zu ihren Gunsten herangezogen werden kann. Im Anschluß an den Artikel von Lidforss sei zunächst nochmals betont, daß zur Charakterisierung der Kerne keine chemischen (auch keine färberischen) Kriterien zurzeit ausschlaggebend sein können, sondern daß man in letzter Linie auf morphologische Merkmale, vor allem die bei der Kernteilung in Erscheinung tretenden angewiesen ist.

So ungeheuer mannigfaltig die Struktur der ruhenden Kerne und ihr Verhalten bei der Kernteilung gerade bei Protisten ist, so hat sich doch für die Vertreter aller Protozoengruppen wie für Algen und Pilze nachweisen lassen, daß bei der Kernteilung mehr oder minder deutlich zwei verschiedene Komponenten zutage treten, eine generative Komponente, die den Chromosomen der Mitose der höheren Organismen entspricht (Idioplasma, s. Artikel von Oscar Hertwig in Band 2, Zoolog. Teil) und eine lokomotorische meist in Form einer intranucleären feinfaserigen Zentralspindel mit oder ohne deutliche Centren an den Polen (Fig. 2). Die Centren leiten in den Fällen, in denen sie morphologisch nachweisbar sind, die Teilung ein und sind dann zunächst durch Gelfäden, Centrodesmen, verbunden (Fig. 2 *E*). Beide Komponenten können sowohl im ruhenden Kern wie bei der Kernteilung außerordentlich verschieden angeordnet sein, müssen aber wohl ebenso wie die Chromosomen bei den höheren Organismen als individualisierte, nur durch polare Zweiteilung sich vermehrende Bildungen angesehen werden. Eine echte Amitose, die man früher für weitverbreitet bei den Protisten annahm, gibt es wahrscheinlich nicht, da auch in den Fällen von scheinbar amitotischer Kernteilung die beiden Komponenten, wenn auch weniger scharf oder nur in einigen kurzen Stadien erkennbar, getrennt vorhanden sind (Promitose). In den wenigen Fällen, wo bei Protozoen echte Centrosome im Plasma auftreten, nehmen auch diese ihren Ursprung aus dem Kern; das Centrosom kann in diesen Fällen entweder als die ins Plasma übergewanderte lokomotorische Kernkomponente aufgefaßt werden, oder aber mit

größerer Wahrscheinlichkeit als ein durch heteropole Teilung entstandener zweiter Kern, dessen generative Komponente dauernd rückgebildet ist.

Teilwertige Energiden.

Eine dieser beiden Auffassungen trifft auch fraglos für das Centrosom der Metazoenzelle zu. Für die Genese des Geißelapparates gilt, wie Schaudinn und v. Prowazek zuerst gezeigt haben, nun sicher die letztere. So entsteht der Geißelkern der Trypanosomen durch eine erste heteropole Mitose des Kernes, er ist ein vollwertiger Kern, aber mit überwiegend lokomotorischer Komponente (Fig. 3A). Durch eine zweite Teilung bildet er das Basalkorn, das jedoch nur eine lokomotorische Kernkomponente repräsentiert, und durch Teilung des letzteren (3. Teilung) entsteht eine lange Desmose, die direkt zur Geißelfibrille wird und beim Herauswachsen aus der Zelle einen Mantel von flüssigem Protoplasma ausstülpt (Fig. 3 B — D). Die Statik des langen feinen Geißelfadens ist durch die im Gelzustand befindliche Desmose bedingt. Nach ihrer Genese können somit Geißelkern, Basalkorn und Geißel selbst als teilwertige, rückgebildete Kerne (heterologe Energiden) angesprochen werden und eine mit einer oder vielen Geißeln und Basalkörpern ausgestattete Flagellatenzelle kann somit unmöglich gleichwertig sein einer einfachen einkernigen Amöbe, auch wenn in beiden Fällen nur ein vollwertiger Kern, eine homologe omnipotente Energide vorhanden ist.

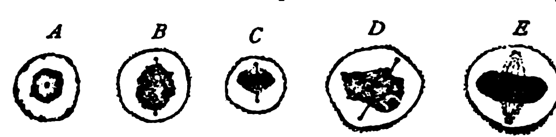


Fig. 2. Kernteilung von Spongomonas uvella mit Centriolteilung, in *E* die Tochtercentriole bereits wieder geteilt. Nach Hartmann und Chagas.

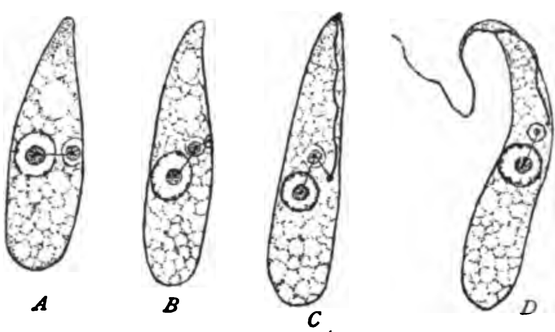


Fig. 3. Geißelbildung von Haemoproteus noctuae. *A* Erste Teilung, Bildung des Geißelkernes, *B* 2. Teilung, Bildung des Basalkornes, *C* und *D* 3. Teilung, Bildung der Geißel. Nach Schaudinn.

Polyenergide Kerne.

In noch drastischerer Weise ist die Vielwertigkeit hochkomplizierter Protozoenzellen in anderen Fällen erwiesen worden. Im Mittelmeer findet sich zu gewissen Zeiten im Plankton ziemlich reichlich eine bis 5 mm große bläuliche Kugel, das einzellige Radiolar *Thalassicolla nucleata*, das einen einzigen riesigen Kern besitzt, der ebenso wie andere Radiolarienkerne weit über 1000 chromosomenartige Gebilde aufweisen kann. Bei der Fortpflanzung zerfällt dieses Radiolar rasch in viele Tausende von kleinen geißeltragenden Schwärmern (Sporen). Durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen konnte nun der Nachweis erbracht werden, daß die scheinbaren Chromosomen schon vollwertige einfache Kerne darstellen, die sich innerhalb des einheitlichen Primärkernes mitotisch teilen können und bei der Fortpflanzung aus dem Primärkern herauswandern (multiple Kernteilung) (Fig. 4). Derartige vielwertige Polycaryen oder polyenergide Kerne, wie sie Hartmann im Gegensatz zu den einwertigen Monocaryen genannt hat, sind bei Radiolarien, Heliozoen und

Foraminiferen weit verbreitet, und es ist augenscheinlich, daß eine Zelle, mit einem einzigen Polycaryon (oft sind es geradezu die größten Zellen, die es überhaupt gibt) genau so vielwertig polyenergid, wenn man will, „nichtzellig" ist, wie eine Zelle mit vielen Vollkernen, z. B. eine siphonee Alge.

In Anbetracht dieser Tatsachen, dem Vorhandensein polyenergider Zellen, seien es viele vollwertige Energiden (viele einwertige Monocaryen oder ein vielwertiges Polycaryon) oder ein resp. einige Teilkerne neben einem Vollkern, kann die Zelle als elementare Lebenseinheit nicht mehr aufrecht erhalten werden, zum mindesten ist man gezwungen, die polyenergiden Protisten als „Nichtzellige" den zelligen Organismen gegenüberzustellen (Lidforss, Dobell). Damit legt man aber die Axt an einen der wertvollsten biologischen Begriffe und konstruiert zudem einen Gegensatz zwischen Organismen, die sich verwandtschaftlich außerordentlich nahestehen. Man kann jedoch den Zellbegriff vollkommen beibehalten und doch alle Schwierigkeiten beseitigen, wenn man an Stelle der Zelle die Energide in dem oben gefaßten Sinne als elementare Lebenseinheit einsetzt.

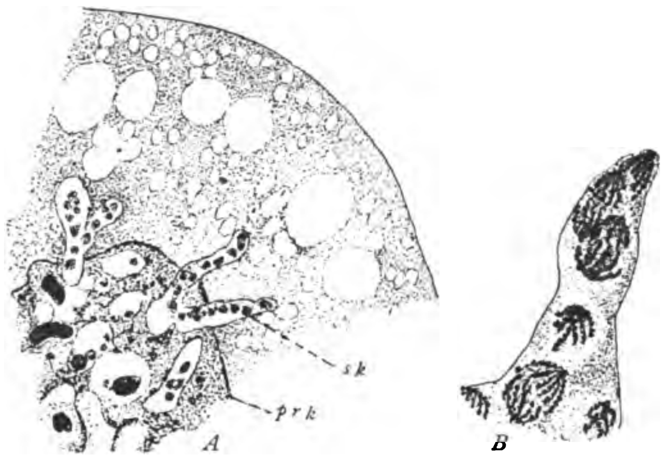


Fig. 4. Stück einer Zentralkapsel von Thallassicolla nucleata. *A* Auswandern der Sekundärkerne *(sk)* aus dem polyenergiden Primärkern *(prk)*, *B* mitotische Teilung der Sekundärkerne in den Schläuchen innerhalb des polyenergiden Primärkernes. Nach HUTH.

Fortpflanzung.

Fortpflanzung. Aufs engste verknüpft mit der Auffassung der Zelle ist die Beurteilung der Fortpflanzungsvorgänge bei den Protisten. Wie für den Ausbau der Zellenlehre in eine Energidenlehre Kernstudien von der ausschlaggebenden Bedeutung waren, so sind sie es auch für ein tieferes Verständnis und ein tieferes Eindringen in das Wesen und die Physiologie der Fortpflanzung, jenes biologischen Vorganges κατ' ἐξοχήν unter den Lebensvorgängen. Zunächst einige Bemerkungen über die Erscheinung der Fortpflanzung bei den Protisten. Es gibt hier nur eine Art der Vermehrung, das ist die Zellteilung in ihren verschiedenen Modifikationen, als Zweiteilung, Knospung, Vielfachteilung. Da jedoch die Zellen der Protisten unter sich nicht homolog sind, so sind auch die Vermehrungsvorgänge einer monoenergiden Protistenzelle durch Zweiteilung und einer polyenergiden Form durch Zweiteilung, Knospung oder Vielfachteilung nicht gleichwertig. Werden einwertige, monoenergide Fortpflanzungszellen gebildet, so spricht man von Cytogonie, bei polyenergiden, vielwertigen Fortpflanzungsprodukten dagegen von Plasmogonie (vegetative Propagation).

Der Schwerpunkt des Vorgangs verschiebt sich auch hier von der Zelle auf die Energide. Jede homopolare Teilung einer Energide ist schon der wich-

tigste Schritt zur Fortpflanzung, und es ist, allgemein theoretisch gesprochen, gerade in Hinsicht auf das Vorhandensein monoenergider und polyenergider Formen in der gleichen Gruppe ein Umstand von sekundärer Bedeutung, wenn die Zellteilung erst nachträglich nach einer größeren Vermehrung der Energiden einsetzt. Damit in Übereinstimmung steht auch die Möglichkeit, monoenergide Formen mit normaler Zweiteilung experimentell in polyenergide mit multipler Vermehrung überzuführen. Allerdings muß hier gleich als Einschränkung des eben Gesagten bemerkt werden, daß es natürlich für die Mehrzahl der Arten durchaus nichts Nebensächliches ist, wenn polyenergide Zellindividuen zur Ausbildung kommen und die Zellteilung erst nachträglich zustande kommt. Es ist das vielmehr in der Regel eine genotypische Eigentümlichkeit, die auch physiologisch nicht ohne Bedeutung sein kann.

Fortpflanzung und Entwicklung.

Bei der eben geschilderten Sachlage verschiebt sich weiterhin auch die Auffassung über das Verhältnis von Entwicklung und Fortpflanzung in gleichem Sinne. Das ursprüngliche jeder Zell- (Energiden-) teilung ist die Vermehrung, und erst sekundär kommt die Möglichkeit eines teilweisen oder völligen Verlustes der Teilfähigkeit der Energiden hinzu, verbunden mit einseitiger Ausbildung zu besonderen physiologischen Leistungen. Durch derartige Differenzierungen entstehen bei polyenergiden Zellen (Nichtzelligen) kompliziertere Organismen mit heterologen Energiden, aus kolonialen Verbänden einzelliger Formen echte, vielzellige, heteroplastide Individuen höherer Ordnung. Allgemein biologisch ist daher die Frage nach den Ursachen der Fortpflanzung, wie sie bei diesen heteroplastiden Organismen (polyenergide Protisten, Metazoen u. Pflanzen) meist gestellt wird, die sekundäre und muß in die Frage umgekehrt werden, wie kommt es, daß eine Zell- (Kern-) teilung nicht der Fortpflanzung, sondern der Individualentwicklung dient. Die Frage nach der Fortpflanzung der vielzelligen Formen betrifft somit nur den zweiten, untergeordneten Teil des Fortpflanzungsproblems, nämlich die Frage der Loslösung der potentiell immer schon vorhandenen Fortpflanzungszellen vom Ganzen und ist als solche eine Frage der Entwicklungsmechanik.

Fortpflanzung und Tod.

Diese Verhältnisse stehen in engem Zusammenhange mit dem viel diskutierten Problem des Todes. Unser Standpunkt führt uns zu einer anderen Auffassung in dieser Frage, als sie von Schleip im Sinne von Weismanns Lehre der potentiellen Unsterblichkeit der Protozoen in diesem Bande dargestellt wurde, bei aller Anerkennung der Grundgedanken von der Kontinuität (potentiellen Unsterblichkeit) des Keimplasmas, der Entstehung der Leiche und der Dauer des Lebens. Schleip gibt schon zu, daß ein physiologischer Tod bei komplizierteren Protozoen vorkommt, daß ein Teil ihres Körpers die potentielle Unsterblichkeit nicht besitzt, bei der Fortpflanzung zur Leiche wird, stirbt. Solche Restkörper können sogar somatische Kerne (Energiden) enthalten, und wie bei den meisten Metazoen die größte Masse eines Individuums ausmachen (Myxosporidien). Im Sinne unserer Grundauffassung von der Protistenzelle und ihrer Fortpflanzung ließe sich der Weismann-Schleipsche Standpunkt etwa in der Weise schärfer formulieren, daß nur bei den polyenergiden Proto-

zoen mit somatischen Energiden ein natürlicher Tod vorkomme. Dann muß dieser aber auch allen polyenergiden Protisten zugesprochen werden, die bei ihrer multiplen Vermehrung in monoenergide Fortpflanzungszellen zerfallen; denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß z. B. das polyenergide Radiolar *Thalassicolla*, das nur im polyenergiden Zustand ein wohlcharakterisiertes Individuum der Art darstellt, nach dem Zerfall nicht mehr als das gleiche Individuum in seinen Tausenden von monoenergiden Fortpflanzungszellen vorhanden sei, wenn natürlich auch die Kontinuität, die potentielle Unsterblichkeit seines Keimplasmas gewahrt bleibt. Dieses Radiolarienindividuum — und dasselbe gilt für alle polyenergide Protisten — muß bei seiner Fortpflanzung sterben, es kann als Individuum gar nicht dauernd leben bleiben. Aber auch jede Flagellatenzelle endet bei der Zweiteilung als Individuum, und wenn auch oft keine Organellen (heterologen Energiden) dabei zur Leiche werden (in vielen Fällen, besonders bei primitiven Formen, trifft dies aber zu), so werden doch stets neue Organellen durch heteropole Energidenteilungen gebildet. Das Soma wird hier nicht zur Leiche, sondern es wird von den Tochterindividuen übernommen.

Eine Unsicherheit in betreff des Vorkommens eines physiologischen Todes kann somit nur bei den einfachsten, monoenergiden Protisten bestehen. Hier erscheint es in der Tat vielleicht als Geschmackssache, ja als eine willkürliche Umprägung des Todbegriffs, den Vermehrungsvorgang durch Zweiteilung mit dem Tod zu identifizieren. Die gleiche Schwierigkeit besteht aber bei jeder sog. vegetativen Vermehrung, seien es Protisten oder höhere Tiere und Pflanzen, und doch wird man letzteren die Notwendigkeit eines physiologischen Todes zuerkennen. Logischerweise kann man das gleiche aber auch bei einer Amöbe oder Hefezelle annehmen, und diese Auffassung kann auch durch Experimente erhärtet werden; denn bei einer Unsterblichkeit des Individuums (nur um eine solche handelt es sich bei der ganzen Diskussion) müßte man erwarten, daß das Wachstum des gleichen Individuums ohne Teilung möglich sei. Es gelingt zwar bei pflanzlichen Flagellaten und Hefezellen, ein gesteigertes Zellwachstum weit über das normale Maß hinaus zu erzielen, doch starben die Individuen, wenn ihnen nicht noch die Möglichkeit der Fortpflanzung gegeben werden konnte.

Physiologie der Fortpflanzung.

Das führt uns nun zur Frage nach der Physiologie der Fortpflanzung, ein Gebiet, auf dem in neuerer Zeit Protistenstudien zu ersten tastenden Vorstellungen über die dabei in Frage kommenden inneren Faktoren geführt haben. Die zuletzt erwähnten Experimente zeigen schon, daß zur Fortpflanzung in der Regel eine bestimmte, für die einzelnen Arten nur innerhalb gewisser Grenzen schwankende Zellgröße erforderlich ist. Rich. Hertwig hat durch Untersuchungen an Infusorien dies dahin noch genauer formulieren können, daß die Ursache der Teilung durch eine infolge des normalen Wachstums auftretende Verschiebung des Massenverhältnisses von Kern und Plasma, der sog. Kernplasmarelation, bedingt ist, wodurch eine die Teilung auslösende Kernplasmaspannung hervorgerufen wird. Bei vielen Formen lassen sich aber für eine solche rein quantitative Beziehung zwischen Kern und Plasma für das

Verhältnis von Wachstum und Fortpflanzung keine Anhaltspunkte gewinnen. Auch ist von vornherein wohl anzunehmen, daß hier noch mehr qualitativ wirkende innere Faktoren eine Rolle spielen. Von Prowazek und der Verfasser vertreten nun Anschauungen, die im engen Zusammenhang mit der oben geschilderten Auffassung von der Konstitution der Kerne stehen und die zugleich den Schwerpunkt der Fortpflanzung auf die Kernteilung verlegen. Die lokomotorischen Kernkomponenten, Centriole, finden sich nämlich nach neueren Untersuchungen fast immer geteilt (s. oben Fig. 2) und sind daher a priori für die Teilung ausgerüstet. „Durch das übrige Assimilationsgetriebe der Zelle (Kernes) kann aber das Teilungswachstum dieser Produzenten der Teilungsapparate nicht effektiv werden und wird so lange niedergehalten, bis das Funktionswachstum der anderen „Funktionsträger" nachläßt." (v. Prowazek.)

Äußere Bedingungen der Fortpflanzung.

Über die äußeren Bedingungen der Fortpflanzung hat zuerst der Botaniker Klebs Aufschlüsse bei Algen und Pilzen zu gewinnen gesucht, und wenn er auch das Fortpflanzungsproblem nicht an der Wurzel faßte, insofern er die nur der Zellvermehrung eines kolonialen Verbandes dienenden Zellteilungen als Wachstumsvorgänge auffaßte und den Fortpflanzungserscheinungen gegenüberstellte, so hat er doch über die physiologischen Bedingungen der verschiedenen Fortpflanzungsarten sehr wertvolle Feststellungen ermittelt und schon vor 20 Jahren gezeigt, daß es bei vielen dieser niederen Organismen völlig von äußeren Bedingungen abhängig ist, welche Art der bei den betreffenden Organismen möglichen Fortpflanzungsmoden zur Durchführung gelangt. Er konnte vor allem für manche Arten einwandfrei feststellen, daß man dieselben beliebig lange rein asexuell ohne Schädigungen züchten kann, daß somit die Befruchtung physiologisch für die Erhaltung der Art nicht notwendig ist, ein Resultat, das erst neuerdings für tierische Protisten erzielt wurde und das bei genügender Berücksichtigung von zoologischen Forschern die Diskussion über die sog. Verjüngungshypothesen der Befruchtung schon längst entschieden hätte.

Befruchtung.

Damit haben wir schon jene fundamentalen biologischen Vorgänge in die Erörterung hereingezogen, die vielfach aufs engste mit der Fortpflanzung in Beziehung stehen, aber im Grunde, wie gerade die Erscheinungen bei den Protisten zweifellos erweisen, Vorgänge ganz anderer Art darstellen. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Befruchtungsvorgänge bei den Protisten, sowie der Umstand, daß hier die Bedingungen der experimentellen Untersuchung zugängig sind und die Wirkungen direkt am Organismus selbst beobachtet werden können, stempeln die Protozoen zu besonders günstigen Untersuchungsobjekten für die physiologische Bedeutung und die Theorien der Befruchtung. Daß Fortpflanzung und Befruchtung verschiedene biologische Vorgänge sind, ist schon in dem zitierten Artikel von Rich. Hertwig zur Genüge ausgeführt, in dem man auch das Nähere über die Arten der Befruchtungsvorgänge findet. Hier sei nur noch erwähnt, daß in den Fällen von extremer Autogamie die Befruchtung ohne alle Vermehrung sich vollzieht, einfach zwischen einer Anzahl Fortpflanzungsvorgänge eingeschoben ist (Fig. 5), und daß sie in den Fällen, in denen sie in einer Kopulation gewöhnlicher vegetativer Individuen

besteht (sog. Hologamie), sogar mit einer Verminderung der Individuenzahl auf die Hälfte verknüpft ist. Die Verbindung mit Fortpflanzungsvorgängen ist erst eine sekundäre, sie ist für die vielzelligen Organismen und polyenergiden Protisten eine Notwendigkeit, da die Befruchtung mit einziger Ausnahme bei einigen Pilzen (Ascomyceten) nur an monoenergiden Zellen stattfindet.

Schon aus den oben angeführten Versuchen von Klebs ging hervor — und neue Kulturversuche an Amöben und Infusorien haben dies bestätigt —, daß es bei genügender Kenntnis der Kulturbedingungen möglich ist, beliebig lange ohne Befruchtung Organismen völlig gesund und teilfähig zu erhalten. Damit ist aber allen sog. Verjüngungshypothesen, die die Bedeutung der Befruchtung mit Alterserscheinungen, Depressionszuständen usw. in Beziehung bringen, der Boden entzogen. Das gilt auch für die ansprechende und geistreiche Form, in die sie Rich. Hertwig durch Verbindung mit seiner Kernplasmarelation gebracht und dadurch auf eine zellbiologische Basis gestellt hat.

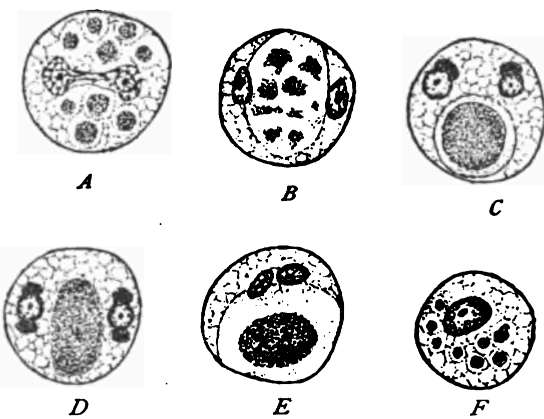


Fig. 5. Autogamie von Trichomastix lacertae *A* und *B* Teilung in die Gametocytenkerne, *C* und *D* Reduktionsteilungen, *E* und *F* Verschmelzung der reduzierten (haploiden) Gametenkerne. Nach v. PROWAZEK.

Daß in der durch die Befruchtung erfolgenden Amphimixis, der Keimplasmamischung, nicht die Ursache der Befruchtungsvorgänge zu suchen ist, hat Weismann selbst stets anerkannt. Die große Bedeutung der Amphimixis für die Biologie liegt auf grund ihrer allgemeinen Einführung im Organismenreich in der durch sie bewirkten Rolle bei der Vererbung. Für die vielfach bei Protozoen, Algen und Pilzen verbreitete autogame Befruchtung ist zudem die Amphimixis ganz oder fast ganz ausgeschaltet.

Da aber gerade die neuere Protistenforschung die Verbreitung von Befruchtungsvorgängen bei allen Gruppen nachgewiesen hat, so muß es sich doch wohl hierbei um einen fundamentalen Lebensvorgang handeln. Die einzige Hypothese, die mit dem vorliegenden Tatsachenmaterial nicht in Widerspruch steht und dieser Forderung gerecht wird, ist die schon vor ca. 30 Jahren von Bütschli zuerst geäußerte, später unabhängig von Schaudinn aufgestellte Sexualitätshypothese, die neuerdings v. Prowazek, Enriques und der Verfasser weiter ausgebaut haben. Danach ist gewissermaßen jede Protisten- und Geschlechtszelle hermaphrodit. Als männlicher Zellpartner kann die lokomotorische Kernkomponente und die von ihr gebildeten heterologen Energiden angesprochen werden, als weiblicher entsprechend dem Reichtum der weiblichen Geschlechtszellen an Reservestoffen und Assimilationsprodukten das trophische Kernmaterial. Durch das Überwiegen des einen oder anderen Partners, was ohne vorhergehende Alterserscheinungen potentiell jederzeit eintreten kann, wird eine Zelle männlich oder weiblich im Verhältnis zu einer anderen, bei der

der gegensätzliche Partner der vorherrschende ist. Die dadurch erzeugte Spannung bringt die extrem differenzierten Zellen zur Vereinigung und zum Ausgleich der Kerndifferenz.

Gegen diese Hypothese, nach der die sexuelle Differenzierung mit zum Wesen der Befruchtung gehört, hat man die weite Verbreitung von Isogamie und die allmähliche Ausbildung der Geschlechtsdifferenzierung gerade bei den Protisten ins Feld geführt. Neuere Untersuchungen bei Protozoen (Gregarinen, Flagellaten, Infusorien) und Algen (*Spirogyra*) haben in Fällen von scheinbarer Isogamie eine Geschlechtsdifferenzierung, teilweise ganz im Sinne der Hypothese, nachgewiesen, vor allem aber ist physiologisch eine extreme sexuelle Differenzierung bei morphologischer Isogamie bei Pilzen und Protozoen bekannt geworden. Hier sei nur auf die wichtigen experimentellen Untersuchungen von Blakeslee hingewiesen, die für Schimmelpilze gezeigt haben, daß hier eine ganz extreme sexuelle Differenzierung vorliegt, bei ausgesprochener Isogamie, indem es zwei Sorten von Mycelfäden und Sporen gibt, die morphologisch nicht zu unterscheiden sind. Nur wenn in einer Kultur gleichzeitig männliche und weibliche (+ und —) Sporen ausgesät werden, kommt es an den Stellen, wo die verschiedenen Mycelien sich treffen, zu einer isogamen Kopulation. Auch die aus der Befruchtung hervorgegangenen Zygoten sind bei morphologischer Gleichheit schon sexuell different. Künftiger Forschung bleibt der Entscheid vorbehalten, ob der Zusammenhang zwischen der Kernkonstitution und der Sexualität zu Recht angenommen wird. Die Annahme einer allgemeinen sexuellen Differenzierung, auch bei morphologisch isogamer Befruchtung, erscheint speziell nach den Experimenten bei Pilzen schon heute als ein logisches Postulat.

Generationswechsel.

Noch eine letzte Frage der Fortpflanzungs- und Befruchtungserscheinungen muß uns hier beschäftigen, die des Generationswechsels. Botanischerseits ist neuerdings die Anschauung herrschend geworden, daß auch bei Algen und Pilzen ein Generationswechsel nach Art des der Moose und Farne vorliege, wobei als Hauptcharakter des Gametophyten, der gametenbildenden Generation, die reduzierte, haploide, als der des Sporophyten die diploide Chromosomenzahl angesprochen wird. (Vgl. hierzu den Artikel von Claussen in diesem Bande, in dem diese Auffassung unter kritischer Würdigung des Tatsachenmaterials mit aller Logik und Konsequenz durchgeführt ist.) Unserer Meinung nach handelt es sich hierbei um eine Übertragung eines Schemas, das bei höheren Pflanzen durch die konstante Verbindung von Sporenbildung mit der Reduktion zustande gekommen ist und hier seine teilweise Berechtigung hat, das aber nur mit Zwang und in voller Verdrehung des Ausdrucks Generation und Generationswechsel auf die meisten Algen und Pilze übertragen werden kann. Denn es ist doch eine Verkennung des Begriffs Generation, wenn eine sog. Generation als solche überhaupt keine Generation, keine Vermehrung zeigt. Dazu führt aber die skizzierte Auffassung der Botaniker, die ohne weiteres Gametophyt mit haploider, Sporophyt mit diploider Generation identifiziert, wenn man sie auf die Protozoen und viele Algen anzuwenden sucht. Bei fast allen Protozoen (und Metazoen), und dasselbe gilt für die Diatomeen und *Fucus* unter den Algen,

bestünde der Gamont (Gametophyt) nur aus einer Zelle, der Gamete, die sich als solche nicht fortpflanzt, sondern nur kopuliert. Alle fortpflanzungsfähigen Generationen zusammen aber, die agamen wie die gametenbildenden, entsprächen dem Sporonten (Sporophyten). Umgekehrt ist für die konjugaten Algen der Sporophyt auf ein Zellindividuum, die Zygote, beschränkt, und alle übrigen sind haploid, bilden also zusammen den Gametophyten. Ganz undurchführbar ist diese Auffassung aber bei einem Flagellat mit extremer Autogamie, da hier die gleiche Zelle nacheinander erst die diploide, dann die haploide, dann wieder diploide Generation darstellen würde (s. Fig. 5). Wenn man in dieser Weise den Generationswechsel faßt, dann muß eben jedem Organismus mit Befruchtung ein solcher zukommen; denn wie Weismann in genialer Konzeption theoretisch vorausgesagt hat, und wie in allen Arbeiten aufs neue bestätigt wird, ist mit jeder Befruchtung auch eine Reduktionsteilung verbunden, und neuere Befunde bei Amöben, Algen und Pilzen zeigen so recht deutlich, daß die Reduktion nur eine Folge der Caryogamie ist, gleichgültig, ob sie sofort in der Zygote erfolgt (*Spirogyra*) oder erst vor einer neuen Befruchtung (Protozoen, Diatomeen), oder in der Mitte zwischen zwei Befruchtungen. Da aber die Befruchtung ein Vorgang ist, der, wie wir gesehen haben, ursprünglich nichts mit der Fortpflanzung (Generation) zu tun hat, so kann auch die Reduktion ursprünglich nichts mit Fortpflanzung zu tun haben (dies zeigen auch gerade die Reduktionsvorgänge bei den primitiven Amöben), und ist erst sekundär aus ökonomischen Gründen mit zur Fortpflanzung verwendet worden.

Vererbung. Dauermodifikationen. In engem Zusammenhange mit Fortpflanzung und Befruchtung stehen die Probleme der Vererbung. Zu Vererbungsexperimenten sind die Protisten bisher nur wenig herangezogen worden, doch eignen sich gerade viele Formen zum Studium mancher Fragen der Vererbungslehre in hohem Maße, und es ist nach einigen bemerkenswerten Arbeiten aus neuerer Zeit zu erwarten, daß die Günstigkeit dieser Objekte künftig noch mehr ausgenutzt wird. Daß bei Infusorien das Prinzip der reinen Linien von Johannsen mit zuerst seine erfolgreiche Bestätigung gefunden hat, ist in dem vorzüglichen Artikel von Johannsen in diesem Bande schon erwähnt. Keine Berücksichtigung haben daselbst aber neuere Befunde über Modifikationen und Mutationen bei Infusorien gefunden, die gezeigt haben, daß es außer echten Modifikationen und Mutationen, welch letztere hier auch experimentell hervorgerufen werden konnten, noch eine weitere Art von Variabilität bei reinen Linien von Protozoen gibt. Man konnte nämlich Infusorien — und dasselbe ist früher schon für nicht auf ihre Reinheit geprüfte Rassen von Trypanosomen von Ehrlich gefunden worden — in weitgehendem Maße an die vielfach tödliche Dosis von Giften (Arsenikalien) gewöhnen, giftfest machen. Diese Giftfestigkeit bleibt nun im Gegensatz zu gewöhnlichen Modifikationen hunderte von Generationen hindurch erhalten, auch wenn die Organismen wieder in normale Bedingungen zurückgebracht werden. Giftfeste Trypanosomen sind sogar viele Jahre hindurch unbehandelt weitergeimpft worden, ohne die Giftfestigkeit zu verlieren. Bei Infusorien klingt die Giftfestigkeit nach ca. 600 Generationen langsam ab, findet aber vorher eine Konjugations-

epidemie statt, dann verschwindet sie mit einem Schlage. In analoger Weise konnte für *Trypanosoma lewisi* gezeigt werden, daß diese erworbene und tausenden von Generationen „vererbte" Eigenschaft nach einer Passage durch den Zwischenwirt, die Rattenlaus *Haematopinus spinulosus*, in der eventuell ein Sexualakt stattfindet, verlorengeht. Es handelt sich mithin nicht um eine Mutation, eine Veränderung der genotypischen Grundlage, sondern um eine Modifikation von außerordentlich langer Nachwirkung, die aber sofort schwindet, wenn die Gene die Zelle gewissermaßen reorganisieren, wie das bei einer Befruchtung der Fall ist. Jollos, der diese Art der Variabilität klargelegt hat, hat dafür den Namen Dauermodifikation eingeführt. Die meisten Vorgänge, die bisher in der Protistenliteratur als Mutationen beschrieben wurden, sind fraglos nur Dauermodifikationen. Immerhin gibt es sicher bei Mikroorganismen auch sehr häufig Mutationen, und diesen kommt offenbar, und darin möchte ich die skeptische Meinung des hervorragenden Kopenhagener Vererbungsforschers nicht teilen, für die Neubildung von Arten eine große Bedeutung zu.

Physiologie des Stoffwechsels.

Physiologie. Die Bedeutung, die das Studium der Protisten, und zwar vor allem der pflanzlichen Formen, voran der Bakterien und Hefepilze, für die Ausgestaltung und Erkenntnis der Stoffwechselvorgänge in der Zelle gewonnen haben, ist allgemein anerkannt und findet bei allen Darstellungen des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels eingehende Behandlung, so daß hier nicht weiter darauf eingegangen zu werden braucht. Zwei Umstände sind es, die die Protisten zu besonders geeigneten Objekten zu Stoffwechselversuchen machen, einmal die Möglichkeit der Reinkultur bei vielen Formen (Bakterien, Hefen, die meisten anderen Pilze und viele Algen) und zweitens die Möglichkeit, die einzelnen Nährstoffe sowie sonstigen Außenbedingungen hier direkt experimentell in ihrer Wirkung auf die Zelle untersuchen zu können, während bei vielzelligen Organismen, speziell Metazoen, infolge der verwickelten Korrelationen eine direkte Prüfung nicht möglich und daher eine experimentelle Untersuchung vielfach mit großen Schwierigkeiten verbunden ist. Nur die Protisten mit tierischer Ernährung, also die meisten Protozoen, machen in dieser Hinsicht eine Ausnahme, da hier umgekehrt infolge der intrazellulären Verdauung organischer Nahrungsstoffe eine Analyse noch schwieriger durchführbar ist als bei höheren Tieren. Alle Phasen des kompliziertesten Stoffwechselumsatzes sind hier, einer Untersuchung schwer zugänglich, in die Zelle selbst hinein verlegt.

Physiologie der Bewegung.

Gehören die Urtiere somit für die Erkenntnis des zellulären Stoffwechsels zu den ungünstigsten Objekten, so sind sie anderseits für die Erkenntnis der Zellbewegung und der Bewegungsvorgänge überhaupt die besten. Sie haben in neuerer Zeit für die Theorie der Bewegungsvorgänge die Grundlagen abgegeben und die moderne Forschung scheint auf dem besten Wege, auf dieser Grundlage zu einer einheitlichen Theorie der Bewegungsvorgänge im Organismenreich zu gelangen. Schon seit längerer Zeit konnte die amöboide Bewegung und die Plasmabewegung auf Oberflächenkräfte zurückgeführt und durch die lokale Herabsetzung der Oberflächenspannung des flüssigen nackten Protoplasmas erklärt werden (Bütschli, Rhumbler u. a.). In Anbetracht des flüs-

sigen Aggregatzustandes muß an einer Stelle von verminderter Oberflächenspannung ein Plasmafortsatz hervorfließen, der in Größe und Form einerseits von der Spannungsänderung, anderseits von der Konsistenz des betreffenden Plasmas und der Beschaffenheit des Außenmediums abhängig ist. Das gleiche Prinzip konnte nun neuerdings auch auf die Geißelbewegung ausgedehnt werden, nachdem morphologisch und genetisch eine Zusammensetzung der Geißeln — und das gleiche gilt für die feineren Cilien — aus fester elastischer Fibrille und flüssigem Protoplasmaüberzug nachgewiesen wurde (s. oben S. 287). Das flüssige Protoplasma ist das kontraktile Element, wie bei der amöboiden Bewegung; der axiale Faden hat keine kontraktile, sondern statische Funktion und dient als Antagonist. Ja sogar für den sog. Stielmuskel gewisser festsitzender Infusorien, ein kompliziertes, energischer Kontraktion fähiges, muskelartiges Organell, konnte kürzlich Koltzoff, der sich große Verdienste um die Aufklärung der Statik und Dynamik der Zelle erworben hat, den Nachweis erbringen, daß die Fibrillen feste statische Gebilde sind und daß die Kontraktion durch die Erhöhung der Oberflächenspannung zweier verschiedener, flüssiger Plasmapartien zustande kommt.

Ökologie. **Ökologie.** Die physiologische Betrachtung der Protistenzelle führt uns schließlich zur Erörterung ihrer Beziehungen zur Umwelt, der anorganismischen wie organismischen, also zu jenen biologischen Zusammenhängen, die vielfach speziell als Biologie bezeichnet werden, für die aber richtiger der Name Ökologie in Anwendung kommt. Nirgends sonst im Organismenreich weisen die ökologischen Beziehungen, die fast ausschließlich nur als Anpassungen bewertet, nur zweckmäßig teleologisch, nicht kausal naturwissenschaftlich verstanden werden können, so klare Zusammenhänge mit den physiologischen Eigentümlichkeiten der in Frage kommenden Organismen auf, wie hier bei den Protisten. Diese Verhältnisse machen auch die Protistenökologie zu einem interessanten Kapitel der allgemeinen Biologie, weil hier deutliche Ansätze vorliegen, von ökologischen, d. h. vorwiegend teleologischen Fragestellungen aus zu wichtigen neuen Feststellungen der Zellphysiologie zu gelangen. Dazu kommt noch die große ökologische Bedeutung mancher Protisten im Haushalt der Natur und für das Leben und die Kultur der Menschheit.

Gärung. Im Haushalt der Natur und des Menschen spielen vor allen Dingen Mikroorganismen als Gärungs- und Fäulniserreger eine Rolle. Alle den Menschen als Genuß- und Nahrungsmittel dienenden Gärungsprodukte, alkoholische Getränke, Essig, aber auch Brot und die Molkereiprodukte, kommen nur durch Gärung verursachende Mikroorganismen zustande. Hefezellen vermögen bei geringem oder fehlendem Sauerstoffzutritt Zuckerarten (Kohlehydrate) in Äthylalkohol und Kohlendioxyd zu zersetzen, und zwar geschieht dies durch ein Enzym, die Zymase, die E. Buchner zuerst auch außerhalb der lebenden Zellen im Preßsaft von Hefen nachgewiesen hat. Nicht weniger wichtig für das praktische Leben als die die alkoholische Gärung verursachenden Hefepilze sind die Milchsäurebakterien, die Zucker zu Milchsäure vergären. Saure Milch, saurer Brotteig, Sauerkohl, Gurken, Käsereifung sind Produkte ihrer

Tätigkeit. Während die Zersetzungsprodukte der alkoholischen und Milchsäuregärung dem Menschen direkt zugute kommen, sind die Mikroorganismen der Zellulose- und Eiweißgärung nur indirekt für das menschliche Leben von Wert. Ihre Bedeutung für den Gesamthaushalt der Natur ist aber um so größer, denn durch die Eiweißgärung (Fäulnis und Verwesung) wird der von den Pflanzen dem Boden entzogene und in Eiweiß umgesetzte Stickstoff wieder in eine für Pflanzen verwertbare Form abgebaut. Ohne die Eiweißgärung würde der Boden an Stickstoff verarmen und somit das Pflanzenleben, die Quelle aller organischen Energie, mit der Zeit unmöglich werden. Denn nur bei einer kleinen Gruppe von Pflanzen, den Leguminosen, kann der Stickstoff der Luft direkt Verwertung finden, aber auch hier nur durch Vermittlung von Protisten, den sog. **Knöllchenbakterien**, die in den Wurzeln sitzen und in einem interessanten symbiontischen Verhältnis zu ihren Wirtspflanzen stehen. Aus letzteren beziehen sie nämlich die für ihren Stoffwechsel nötigen Kohlehydrate, liefern ihnen dafür aber Stickstoff in assimilierbarer Form, als die einzigen Lebewesen, denen die Assimilierung freien Stickstoffs möglich ist.

Kreislauf des Stickstoffes.

Fälle von ähnlichen extrem angepaßten symbiontischen Beziehungen finden sich auch zwischen Mikroorganismen und höheren Tieren sowie zwischen verschiedenen Protisten untereinander. So ist neuerdings eine dauernde Symbiose zwischen Hymenopteren und Bakterien resp. Hefen bekannt geworden, wobei die Eier der Insekten schon im Uterus infiziert werden und Ansammlungen der Symbionten entstehen, die bis vor kurzem für ein besonderes Organ dieser Insekten gehalten wurden. Leider ist dieser letztere Fall physiologisch noch nicht näher untersucht und die Art des gegenseitigen „Nutzens" ist nicht bekannt. Erwähnt seien noch die Flechten, bekanntlich symbiontische Verbände von Algen und Pilzen, die bis zur Aufdeckung ihres symbiontischen Verhältnisses als besondere Pflanzengruppen galten. Auch Symbiosen von Algen (Zoochlorellen) und Protozoen (Radiolarien und Foraminiferen) sowie Metazoen (Würmern usw.) sind eine zwar altbekannte, aber physiologisch noch nicht ganz geklärte Erscheinung. Die Anpassung geht z. B. bei Radiolarien auch hier so weit, daß mit der multiplen Fortpflanzung derselben durch Schwärmer auch die Algen ausschwärmen und die jungen heranwachsenden Formen wieder infizieren.

Symbiose.

Während bei einem symbiontischen Verhältnis beide Teile, Symbiont und Wirt, Vorteil von dem Zusammenleben haben, lebt der Parasit einseitig auf Kosten des Wirtes. Die Protisten stellen nun bekanntlich weitaus die größte Zahl aller Parasiten, und es finden sich bei ihnen alle Zwischenstufen von Formen mit saprophytischer, ja teilweise symbiontischer Lebensweise bis zu solchen, deren Eintritt in den Wirbeltierkörper mit den schwersten Krankheitserscheinungen verbunden ist und die als Erreger der wichtigsten und verheerendsten Krankheiten des Menschen und seiner Haustiere die gefährlichsten Feinde des Menschen darstellen. Fast alle wichtigen Infektionskrankheiten, vor allem alle epidemisch auftretenden Seuchen, werden durch Bakterien oder, wie die Untersuchungen der letzten 15 Jahre speziell für die Tropen gezeigt haben, durch Protozoen verursacht.

Parasitismus.

Pathogenese und Immunität der Bakterienerkrankungen.

Als durch die glänzenden Untersuchungen Rob. Kochs und seiner Schüler Mikroorganismen, vor allem Bakterien, als Erreger der Infektionskrankheiten einwandsfrei nachgewiesen wurden, hatte man zunächst geglaubt, die Fragen der Infektionskrankheiten im Prinzip gelöst zu haben. Die weitere Forschung hat jedoch gezeigt, daß hier meist äußerst komplizierte ökologisch-physiologische Beziehungen vorliegen, bei denen drei Gruppen von Bedingungen wirksam sind, die physiologischen Eigenschaften der Wirte, die der Mikroorganismen und die Außenbedingungen. So können manche Bakterien saprophytisch, (ja sogar ev. symbiontisch) im Wirbeltier leben und werden nur unter gewissen Bedingungen pathogen für ihren Wirt. Die Erforschung der ökologischen Beziehungen zwischen Wirbeltier und parasitischen Bakterien, die der Einwirkung von Parasit auf Wirt und umgekehrt, hat nun zu bedeutsamen Entdekkungen geführt, die den Inhalt eines besonderen Wissenschaftszweiges, der Immunitätslehre, bilden. Man hat zunächst erkannt, daß die pathogene Wirkung mancher Bakterien auf der Ausscheidung ganz spezifischer Gifte, der sog. Toxine (Exotoxine) beruht. In anderen Fällen werden keine Gifte ausgeschieden, und die pathogene Wirkung dieser Formen ist verursacht durch Entotoxine, die erst durch den Zerfall der lebenden Bakterien frei werden und ihre Wirkung auf den Wirbeltierorganismus entfalten. Doch gibt es keine scharfe Grenze zwischen Ento- und Exotoxinen. Die chemische Konstitution der Toxine ist unbekannt. Dagegen hat man außerordentlich feine spezifische Beziehungen zu den Organen und dem Blut der Wirbeltiere kennengelernt. Sie rufen nämlich in ihrem Wirt die Bildung ganz spezifischer Gegenstoffe hervor, der sog. Antitoxine. Bestimmte Mengen Antitoxin neutralisieren ganz bestimmte Dosen von Toxin, gleichgültig, ob man Bruchteile oder das Vielfache nimmt (Gesetz der Multipla). Außer den Antitoxinen ist noch eine Reihe anderer spezifischer Antikörper gefunden worden: Agglutinine, Präcipitine, Lysine usw., die ev. teilweise identisch sind mit Toxinen, auf die hier aber nicht weiter eingegangen werden kann. Besonders hingewiesen sei nur auf die Bakteriolysine, Antikörper, die die Bakterien zur Auflösung bringen, und die Opsonine, Stoffe im Immunserum, die die Bakterien so beeinflussen, daß sie von den Leucocyten gefressen, phagocytiert werden können. Die Mikroorganismen vermögen aber selbst wieder Verteidigungsmittel gegen die Abwehrkräfte der Wirte zu erzeugen, so sezernieren virulente Pneumococcen eine Substanz, das Virulin, das die Bindung des Opsonins verhindert und ganz spezifisch nur die Pneumococcen vor der Phagocytose schützt.

Auf der Fähigkeit des Wirbeltierorganismus, gegen die Toxine und andere Antigene der Bakterien Antikörper zu bilden, beruht die Fähigkeit, nicht nur der Krankheit Herr zu werden, sondern auch gegen eine neue Infektion für längere oder kürzere Zeit einen Schutz zu gewinnen (erworbene aktive, spezifische Immunität). Diese Fähigkeit kann nun in zweierlei Weise zu Heil- und Schutzzwecken gegen Infektionskrankheiten verwendet werden. Man kann einmal durch Verimpfung von nicht tödlichen Dosen des betreffenden Toxins resp. toxinbildenden Bakteriums empfängliche Tiere immunisieren, so daß sie

schließlich die vielmals tödliche Dosis des betreffenden Toxins schadlos ertragen. Mit dem Blutserum derartig aktiv immunisierter Tiere kann man nun auch andere Tiere derselben sowie anderer Arten gegen das betreffende Toxin resp. gegen dessen Erzeuger schützen, passive Immunisierung durch antitoxische Sera. Das bekannteste Beispiel eines solchen antitoxischen Serums ist das Diphtherieheilserum von Behring, durch das sowohl an Diphtherie erkrankte, also mit dem Diphtherietoxin schon vergiftete Menschen geheilt, als auch der Infektion ausgesetzte Personen vor Erkrankung geschützt werden können.

Das zweite, praktische Verwendung findende Immunisierungsverfahren ist das der aktiven Immunisierung mit lebenden, aber in ihrer Virulenz abgeschwächten Erregern. Diese Methode wird auch Vaccination genannt nach dem bekanntesten Beispiel ihrer Anwendung, der Jennerschen Schutzimpfung gegen Pocken durch Kuhpockenlymphe (Vaccin). Durch Übertragung des Pockenvirus auf das Rind wird nämlich dasselbe in seiner Virulenz für den Menschen dauernd abgeschwächt (Mutation), so daß nur leichte Erkrankungen an der Impfstelle entstehen, die aber dem Menschen eine längere Zeit anhaltende Immunität auch gegen die vollvirulenten Menschenpocken verleihen. Die Wutschutzimpfung liefert ein zweites Beispiel dieser Art, nur mit dem Unterschied, daß hier erst nach Infektion (durch den Biß eines erkrankten Hundes) geimpft wird, also mehr eine Art Heilimpfung, was wegen der langen Inkubation des Wutvirus möglich ist. Die Kochsche Tuberkulinimpfung und die Wrightsche Bakteriotherapie sind immunisatorische Heilverfahren mit abgetöteten Bakterien.

Pathogenese der Protozoenerkrankungen.

Weit weniger bekannt und aufgeklärt sind die Wirkungsweisen und ökologischen Beziehungen der pathogenen Protozoen. Hier haben wir es offenbar mit viel verwickelteren Vorgängen zu tun, schon aus dem Grunde, weil diese Protisten selbst in der Regel eine komplizierte Entwicklung im infizierten Organismus durchmachen mit Ausbildung besonderer ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Stadien, deren Entstehung teilweise aus inneren Gründen erfolgt, die aber auch durch äußere Bedingungen, in diesem Falle also Änderungen im Wirtsorganismus, mitbeeinflußt wird. Erst die genauere Untersuchung der Physiologie der Fortpflanzung und Befruchtung der Protozoen auf breitester Basis scheint eine tiefere Einsicht hier zu ermöglichen. Toxine sind bei keinem pathogenen Protozoon bisher mit Sicherheit nachgewiesen, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß z. B. der regelmäßige Fieberanfall bei der Malaria durch das Freiwerden von Entotoxinen bei der periodisch sich wiederholenden Zerfallsteilung der ungeschlechtlichen Formen bedingt ist. Auch über Antikörper und Immunität ist wenig sicheres bekannt, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß hier andere Verhältnisse als bei Bakterien eine wesentliche Rolle spielen. So ist vor allem eine erworbene aktive Immunität (wenn man diesen Begriff überhaupt hier benutzen kann,) stets an das Vorhandensein bestimmter Formen des Erregers im Körper des sog. immunen Tieres geknüpft. Es handelt sich mithin nicht um eine echte Immunität im oben geschilderten Sinne, sondern um

eine latente Infektion. Bei Malaria sind es die weiblichen Macrogametocyten, beim Froschtrypanosoma große Wachstumsformen, bei denen die Teilung gehemmt ist und deren Vorhandensein eine Neuinfektion verhindert. Im Gegensatz zu der Immunität bei Bakterieninfektionen scheinen hier auch Stoffe mitzuwirken, die von den pathogenen Protozoen selbst, resp. gewissen Entwicklungsstadien ausgeschieden werden (vielleicht auch durch ihren Zerfall frei werden), die die Infektion verhindern. Aus unbekannten Gründen kann aber jederzeit bei einem scheinbar immunen Tier die Hemmung des Teilungsfaktors der latenten Infektionsträger wegfallen und dadurch mit der erneuten Vermehrung derselben ein Rezidiv auftreten.

Die durch Ehrlich inaugurierte moderne Chemotherapie der Infektions-, speziell der Protozoenkrankheiten, hat nun interessante Einwirkungen verschiedener Chemikalien auf verschiedene Teilfunktionen (Stoffwechsel, Teilfähigkeit, Bewegungsapparat) der Protozoenzellen kennen gelehrt. Diese Einwirkungen sind, wie die Arzneifestigkeit oder die experimentelle Hervorrufung geißelkernloser Trypanosomenstämme, meist von großer Nachwirkung und sind in vererbungstheoretischer Hinsicht wohl als Dauermodifikationen zu betrachten. Durch diese Versuche ist ein Weg angebahnt, auf dem die Erforschung der Stoffwechsel- und Fortpflanzungsphysiologie der Protozoen mit Erfolg in Angriff genommen werden kann. Auch hier führt also das Studium der praktisch wichtigen ökologischen Fragen an pathogenen Formen gleichzeitig zu Erkenntnissen von allgemein zellphysiologischer Bedeutung, und die große Wichtigkeit der Variabilitäts- und Vererbungsvorgänge der Mikroorganismen für die praktisch in chemotherapeutischer wie immunisatorischer Hinsicht wichtigen Fragen der Virulenzänderung, Arzneifestigkeit usw. verknüpft diese mehr medizinischen Wissensgebiete auch aufs engste mit den allgemeinen Problemen der experimentellen Vererbungslehre.

Die noch mehr wünschenswerte, innige Durchdringung der Fragestellungen und theoretischen Anschauungen der verschiedenen, die Protistenforschung beherrschenden Forschungsrichtungen, der mehr nach der praktischen Seite gerichteten Forschungen der Bakteriologen und Immunitätsforscher und der mehr nach allgemeinen Gesichtspunkten orientierten Studien der Botaniker, Zoologen und Physiologen wird auf diesem Gebiete zweifellos außerordentlich befruchtend auf jede der in Frage kommenden Richtungen wirken und sicher noch reiche Früchte tragen für die allgemeinen Probleme des Lebens, wozu die Protistenkunde im weitesten Sinne (Protozoologie, Bakteriologie und Lehre von den niederen Pflanzen) mit die besten Objekte und Methoden bietet.

Literatur.

Ein die gesamte Mikrobiologie (Biologie der pflanzlichen und tierischen Protisten) behandelndes Werk gibt es noch nicht. Die Biologie der Protozoen ist in einer Reihe von neueren Werken dargestellt, von denen hier genannt seien: 1. DOFLEIN, Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena 1911. 3. Aufl. 2. LÜHE-LANG, Protozoen in Handbuch der Morphologie. Bd. 2. Jena 1913—14. 3. MINCHIN, Introduktion to the Study of the Protozoa. London 1912. 4. v. PROWAZEK

Physiologie der Einzelligen. Leipzig 1910. Die Biologie der Algen findet sich in dem Werke von: OLTMANNS Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1 u. 2. Jena 1904/05. Eine moderne Darstellung der Biologie der Pilze existiert nicht; hier sei auf die betreffenden Artikel im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena 1912—14 hingewiesen (spez. die Artikel: Bakterien, Pilze, Gärung, Fortpflanzung), für die Bakterien allein auf: A. FISCHER, Vorlesungen über Bakterien und BENECKE, Bau und Leben der Bakterien, Leipzig 1912. Die Pathogenese der Mikroorganismen (Bakterien, Pilze und Protozoen) ist in dem Handbuch der pathogenen Mikroorganismen von KOLLE-WASSERMANN, Jena, 2. Aufl. ganz ausführlich dargestellt, kürzer in KOLLE-HETSCH, Lehrbuch der Bakteriologie, Berlin, 3. Aufl. und MÜLLER, Vorlesungen über Infektion und Immunität, Jena, 3. Aufl. 1910.

Besonders verwiesen sei auf die folgenden Artikel in den naturwissenschaftlichen Bänden der Kultur der Gegenwart, in denen sich weitere Literatur über eine Anzahl der hier behandelten Fragen findet: R. HERTWIG, Die Einzelligen in Bd. 2, Zoolog. Teil, ferner in diesem Bande die Artikel von CLAUSSEN, LIDFORSS, JOHANNSEN und SCHLEIP.

Von Einzelarbeiten, die für die obige Darstellung vorwiegend benutzt wurden, kommen außerdem in Betracht: DOBELL, Principles of Protistologie, Arch. Protistk. Bd 23. HARTMANN, Konstitution der Protistenkerne. Jena 1911. Derselbe, Tod und Fortpflanzung. München 1905. Derselbe, Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909. KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen, Jena 1896. JOLLOS, Variabilität und Vererbung bei den Mikroorganismen. Zeitschr. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre. Bd. 12. SCHAUDINN, FR., Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905.

ENTWICKLUNGSMECHANIK TIERISCHER ORGANISMEN.

Von

Ernst Laqueur.

Einleitung.

Aus dem Haupte des Zeus entsprang Athene, die Göttin der Vernunft, vollendet bis auf die Spitze ihrer Lanze, — dem Schaume des Meeres entstieg Venus, die Göttin der Liebe, in vollkommener Schönheit.

Welch schöne Bilder! Vernunft und Liebe, sie werden nicht, sie sind da oder sind es nicht. Alles andere, Geschöpfe der Zeit und der Erde, muß einen langen Weg wandern, ehe es zum wirklichen Dasein gelangt: Es wird gezeugt und geboren und muß sich entwickeln.

Deskriptive Entwicklungsgeschichte und kausale Entwicklungsmechanik. Aufgabe der Entwicklungsmechanik.

Uralt ist die Erkenntnis, daß sich die lebenden Wesen entwickeln, aber woraus und wie, darüber gaben Jahrtausende die Priester und Philosophen mehr oder minder tiefe, mystische Antworten.

Lange währte es, ehe man durch Beobachtung fand, daß Ei und Samen Ausgangspunkt der Organismen sind.

Und kaum war dies entdeckt, als wieder die Theorien das Wesentliche der folgenden Schriften bildeten. Es entspann sich ein erbitterter Streit, den das Kampfgeschrei: hie Evolution! hie Epigenese! charakterisierte.

Ist Ei und Samen der Anfang alles Späteren, so ist die Entwicklung — riefen die einen — nur Evolution, Aufrollung, Aufwicklung im wörtlichen Sinne; wie die Blume aus der Knospe, so entsteht das Tier aus der Geschlechtszelle; in ihr ist schon der ganze spätere Organismus angelegt, er braucht nur zu wachsen. Die Konsequenz dieser Anschauung führte zu der bekannten Einschachtelungslehre, der Anschauung der strengsten Präformation: danach haben wir alle schon verkleinert in Adams Schoße gelegen. — Die anderen aber, die Epigenetiker, riefen: nein, Ei oder Samen, sie sind noch ungeordnet, noch einfach. Allmählich im Laufe der Entwicklung jedes Einzelwesens findet erst die Organisation statt, entsteht erst die außerordentliche Mannigfaltigkeit des fertigen Individuums.

Begründung der Entwicklungsgeschichte.

Dispute, Schriften, dicke Bücher, sie konnten keine Erkenntnis bringen. Beobachtung, mit möglichst scharfem, aber möglichst unbefangenem Auge — sehen, wie es die Natur macht, das ist zunächst das Wesentliche. So dachte Caspar Friedrich Wolff in der Mitte des 18. Jahrhunderts. Bei seinen Be-

obachtungen der Entwicklung des Hühnereies fand er — freilich mit Hilfsmitteln, die uns recht unzulänglich erscheinen — die Lehren der Epigenese bestätigt. In dem scheinbar ganz gleichmäßigen Keimfleck, in dem nichts etwa von einem kleinen Rumpf, Bein oder dergleichen zu sehen war, entstanden ganz allmählich Verschiedenheiten; erst ziemlich spät ließ sich die Gestalt des Embryo erkennen, dessen einzelne Teile wirklich als Analoga für Teile des späteren Individuums gelten konnten. — Auf Grund seiner Beschreibung der Entwicklung des Hühnereies gilt C. Fr. Wolff als Begründer der eigentlichen deskriptiven Entwicklungsgeschichte.

Im Laufe des folgenden Jahrhunderts wurde immer neues Beobachtungsmaterial herangeschafft. In mühevollsten Untersuchungen entstand das moderne Gebäude der Embryologie. — Aber während man noch immer Stein zu Stein hierfür heranbringt, und es immer breiter und breiter wird, ist schon ein neuer Bau im Entstehen, der sich auf dem alten zum Teil aufbaut, zum Teil aber neues, eigenartiges Material gebraucht.

Die Beobachtung des Vorhandenen, so wie es uns die Natur bietet, schafft die Kenntnis von dem, was ist, aber darüber hinaus wollen wir erfahren: wie geschieht es? Welches sind die Kräfte, die bestimmenden Faktoren, die das Geschehen in bestimmten Bahnen sich vollziehen lassen. Welches sind seine Ursachen?

Was meinen wir hier mit Ursachen? Ist es, wie viele Forscher glauben, nur die Feststellung: Dieses Entwicklungsstadium ist die Folge von dem vorhergehenden, diesem geht das frühere vorher und ist so seine Ursache usw.? — Denken wir uns diese Aufgabe gelöst, stellen wir uns vor, wir hätten die Entwicklung in so viele Stadien zerlegt, daß wir sie bei ihrer kinematographischen Reproduktion gleichsam vollkommen vor uns ablaufen sähen — wären wir befriedigt? — Nein. Diese Kenntnis würde nur einem Teil der Forscher genügen. Andere wollen mehr. Denn in dem hier gebrauchten Sinne der Ursache ist eigentlich jeder Moment die Folge des gesamten vorhergehenden Weltverlaufes.

Eine wirkliche Naturwissenschaft, die über eine Naturbeschreibung hinaus will, sucht zu erfahren, ob sich aus dem Gesamtverlauf einzelnes herausheben läßt, das besondere Beziehungen zu dem betreffenden Geschehen hat; eine Wissenschaft muß ermitteln, ob bestimmte Kräfte, beziehungsweise Faktoren, wirksam sind, und ob sich deren „beständige Wirkungsweisen" (Roux) erkennen lassen. Durch verschiedene Kombination einer, selbst relativ kleinen Zahl solcher Faktoren, läßt sich dann die außerordentliche Mannigfaltigkeit des Bewirkten, die unendliche Fülle des wirklich Wahrgenommenen verstehen.

Welches sind also die Ursachen, Kräfte bzw. Faktoren, die den einzelnen Gestaltungsvorgängen zugrunde liegen?

Schon vor 60 Jahren wurde eine ähnliche Frage nach den Ursachen der Formbildung von Leuckart, einem der letzten Biologen, die Anatom und Physiologe zugleich sein konnten, aufgeworfen: „so, wie man die Kombination von Wirkungen zu ermitteln sucht, auf der eine bestimmte Kristallform oder die Bildung und Umbildung der Zelle beruht, so wird man sich auch Wege zu eröff-

nen suchen, um die bewirkenden Ursachen der Änderung der Organe zu ermitteln: man wird eine Physiologie der Plastik dereinst anstreben." —

Begründung der Entwicklungsmechanik.

Aber leicht ist es in der Wissenschaft, Fragen zu stellen; schwer und nur wenigen vorbehalten, die Wege zu ihrer Lösung zu zeigen und zuerst zu beschreiten. Dies auf dem Gebiet der tierischen Entwicklungslehre als erster getan zu haben, ist das große Verdienst Wilhelm Roux', des Begründers der Entwicklungsmechanik der Tierformen.

Wir müssen die Beobachtung über das gewöhnlich Vorkommende vervollständigen, indem wir willkürlich in den Verlauf eingreifen, und damit die Natur zwingen, uns auf bestimmte Fragen Antwort zu geben, — mit einem Wort, indem wir experimentieren. Nur der analytisch erdachte und durchgeführte Versuch kann uns Material für „Gesetze des Wirkens" liefern, dagegen Beobachtung des sich von selber darbietenden Geschehens nur — mehr oder weniger gültige — „Regeln des Vorkommens".

Mit dem Programm zur Entwicklungsmechanik, das Roux in den Jahren 1885 und 1894 veröffentlichte, war ein neuer Zweig einer biologischen Wissenschaft entstanden. Im Namen liegt ihr Ziel: eine rein kausale, mechanistische Lehre der Entwicklung und Formbildung der Lebewesen. Mechanistisch ist hier im Sinne Kants gebraucht: Kant stellte das rein kausal Bestimmte als mechanistisch in Gegensatz zum Teleologischen. Und so wird auch Mechanik in ihrer philosophischen Bedeutung und nicht in dem engen Sinne der Physik, als Bewegungslehre, verwendet. — Außer der mechanistischen Lehre der Entwicklung sollte aber die Entwicklungsmechanik auch noch andere Probleme mit umfassen, so Fragen, die mit der Entwicklung im strengsten Sinne nichts mehr zu tun haben, und erst hinter der eigentlichen Entwicklungszeit Bedeutung haben, z. B. das Problem: wie erhält sich das Gestaltete?

Andere Forscher, die Roux auf seinem Wege folgten, wollten weniger das Ziel, als eben diesen neuen Weg betonen, und sprachen darum von experimenteller Entwicklungsgeschichte. Wieder andere, und darunter mit die bedeutendsten Vertreter der neuen Disziplin (Driesch), nennen den neuen Weg Entwicklungsphysiologie. Diese Forscher bedienen sich der gleichen Methode, haben auch angeblich dasselbe Ziel: Gesetzmäßigkeiten zu finden. Sie glauben nur nicht, daß naturgesetzlich und mechanistisch (im weitesten Sinne) identisch ist, sondern führen biologische Eigengesetzlichkeit, teleologische Momente ein. Aber hiervon abgesehen, da dies selbstverständlich nicht zum Wesen des Physiologischen gehört, hat die Unterordnung der Entwicklungsmechanik unter die Physiologie vielerlei für sich. Denn diese Wissenschaft benutzt im Gegensatz zur Anatomie, zu deren Bereich bisher fast ausschließlich das Gebiet der Entwicklung gehört, schon lange das Experiment als Mittel, und strebt auch nach Gesetzen über das Geschehen, und nicht nur nach möglichst vollständiger Sammlung alles dessen, was ist.

Unmöglich ist es, die Fülle der Einzelfragen, welche die Entwicklungsmechanik enthält, und deren allerkleinster Teil erst beantwortet ist, hier zu erwähnen. Dabei ist schon eine ganz außerordentliche Arbeit auf diesem Ge-

biet geleistet. Das eine deutsche Archiv für Entwicklungsmechanik, von seinem Begründer Roux herausgegeben, das nur einen Teil der einschlägigen Arbeiten enthält, zählt schon in den neunzehn Jahren des Bestehens 38 Bände! Und dabei ist hier noch hinzuzusetzen, daß leider die Deutschen heute gar nicht mehr den Hauptteil der Forschungen leisten, sondern durch die Amerikaner, die unter viel günstigeren Bedingungen arbeiten, fast von der Führung verdrängt sind. — Bei dem großen Material müssen wir uns hier begnügen, die wichtigsten Fragestellungen und Hauptergebnisse der Entwicklungsmechanik kennen zu lernen.

Spezifische und indifferente Ursachen oder determinierende und realisierende Faktoren bei der Entwicklung.

Durch welche Ursachen, Faktoren, wird aus dem Ei ein entwickelter Organismus? Wie einfach ist die Frage zu formulieren, aber welch zusammengesetzter Charakter kommt ihr tatsächlich zu, und welche Fülle von Vorfragen ist zu beantworten.

Wenn in demselben Teiche aus einem Fischei ein Fisch, aus einem Salamanderei ein Salamander wird, so kann man, wie dies zuerst Roux getan hat, zwei Gruppen von Ursachen hierfür unterscheiden. Die eine umfaßt die wirklich die „Art des Geschehens" bestimmenden eigentlichen oder spezifischen Ursachen, jetzt von ihm als determinierende Faktoren bezeichnet, die andere Gruppe enthält die indifferenten Ursachen, die Vorbedingungen, jetzt realisierende Faktoren genannt.[1])

In dem oben genannten Beispiel heißt dies: die spezifischen Ursachen müssen im Ei des Salamanders, des Fisches selbst liegen, denn sie führen zu den so verschiedenen Resultaten, obwohl die Vorbedingungen die gleichen sind. Unter Vorbedingungen sind hier das Wasser mit einigen Salzen, die Temperatur, Bestrahlung u. dgl. verstanden. Sie sind insofern nötige realisierende Faktoren, als ohne sie, trotz des Vorhandenseins aller determinierenden Faktoren, keine Entwicklung sich vollziehen könnte.

I. Fragen und Versuche in bezug auf die determinierenden Entwicklungsfaktoren. (Determinationsproblem.)

Vorfragen hierzu. Von den zweifellos interessantesten determinierenden Faktoren wissen wir heute noch gar nichts, nur einige, freilich sehr wichtige Vorfragen sind von Roux gestellt und zum Teil beantwortet worden.

Von welcher Zeit an sind Faktoren, welche die bestimmte Gestaltung determinieren, nachzuweisen? Sind Faktoren aufzufinden, die den Ort, die Richtung, die Intensität, die Dauer der einzelnen Gestaltungsvorgänge bestimmen? Und wenn, wo ist der Sitz dieser Faktoren?

Die einzelnen Probleme werden uns sogleich deutlicher werden, wenn wir

Erste entwicklungsmechanische Versuche.

1) Dies ist keine vollständige und selbstverständlich auch nicht die einzig mögliche Einteilung der Entwicklungsfaktoren. Es soll aber hier nicht detaillierter auf die verschiedenen Begriffe eingegangen werden, da sie doch ohne genaue Kenntnis des Inhalts leere Worte blieben.

sie etwas spezieller fassen und einige Experimente zu ihrer Lösung anführen. Die Entwicklung des befruchteten Eies beginnt damit, daß es sich teilt, also mit der ersten Furchung. Bei Betrachtung dieses Vorganges drängen sich folgende Fragen auf: Erstens, zu welcher Zeit und zweitens, wodurch wird die Richtung der ersten Teilung bestimmt, drittens, hat die Richtung dieser ersten Teilung eine Bedeutung für den späteren Organismus?

Durch Versuche gab Roux hierauf die Antwort. Wird nämlich ein reifes Froschei, das man kurz vor der natürlichen Ablage einem Weibchen entnimmt, in einer flachen Schale fixiert, wird dann an beliebiger Stelle ein feiner Seidenfaden von unten an das Ei bis etwas über den Äquator gelegt, und nun ein Tropfen Flüssigkeit, welche Spermatozoen eines reifen Männchens enthält, zugesetzt, so entsteht die erste Furche in der Richtung, die vom Seidenfaden mitten durch das Ei geht. Der Faden hat aber keine andere Bedeutung, als daß er die Richtung der Befruchtung bestimmt. Wie G. Born zeigte, dringen nämlich die Spermatozoen etwas über dem Äquator ins Ei; befruchtend wirkt normalerweise nach O. Hertwig nur ein Spermatozoon, und zwar das, welches zuerst in das Ei gelangt. Der Seidenfaden saugt die Flüssigkeit auf, und so gelangt bloß an dem durch den Seidenfaden bevorzugten Eimeridian der Samen hoch genug bis über den Äquator.

Aus dem obigen Versuch geht also hervor, daß im unbefruchteten Ei noch nicht über die Richtung der ersten Teilung verfügt ist, wohl aber im befruchteten, und daß gerade die Befruchtung selbst der bestimmende Faktor ist. — Die dritte der vorhin genannten Fragen nach der Bedeutung der ersten Teilungsrichtung für das spätere Tier beantwortete Roux ebenfalls für den Frosch, indem er wiederum die Eier schwach fixierte, die Richtung der ersten Furche aufzeichnete, und fand, daß sie in der großen Mehrzahl der Fälle bei Vermeidung sekundärer Umordnung mit der späteren Kopf-Schwanzrichtung übereinstimmt. Roux zeigte noch weiter, daß die Seite des Eies, an der das Spermatozoon eindringt, zur Schwanzseite wird. Über Rücken- und Bauchseite ist schon im unbefruchteten Ei verfügt, sie hängt nämlich von der Lage des Dotters ab. —

Die Beantwortung der drei obigen Fragen, wann ist die Bestimmung über die erste Teilung getroffen, wodurch geschieht es, und welche Bedeutung hat die erste Furche für das spätere Individuum, können wir kurz in dem Satz zusammenfassen: bei typischer, normaler Entwicklung des Froscheies wird erst durch die Befruchtung die erste Teilungsebene und damit zugleich die Richtung der Achsen des Körpers bestimmt. — Wie weit ähnliche Verhältnisse bei Eiern anderer Tierarten eine Rolle spielen, ist bisher nur in wenigen Fällen untersucht. —

Erste Fassung des Determinationsproblems.

Schon oben hörten wir, daß wir als Ort der spezifischen Ursachen der Entwicklung das befruchtete Ei selbst annehmen müssen. Wir streifen hier wieder die alte Frage: Epigenese oder Evolution, jetzt meist als Determinationsproblem bezeichnet. Nach C. Fr. Wolffs Beobachtungen am Hühnerei hatte lange Zeit die Epigenese geherrscht, — also die Anschauung, daß alle Mannigfaltigkeit des fertigen Individuums aus dem ganz gleichartigen, ungeordneten Ei, einer strukturlosen Masse, einem „einfachen Kügelchen von Urschleim“

(Haeckel) erst im Laufe der Entwicklung entstände. — In den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts wurden aber an den Geschlechtsprodukten immer mehr Komplikationen entdeckt; man sah, daß Ei und Same alles andere eher als strukturlos waren, und daß eine Reihe höchst komplizierter Erscheinungen, die sog. Reifungsprozesse in beiden Keimzellen ablaufen müssen, ehe sie wirklich entwicklungsfähig werden. Auf Grund dieser Befunde und mehr noch aus theoretischen Erwägungen heraus stellte Wilhelm His sein Prinzip „der organbildenden Keimbezirke" auf, daß der einzelne Teil des bereits in viele Zellen geteilten Keimes, der sog. Keimscheibe des Hühnchens, schon eine bestimmte Zuordnung zu späteren Teilen des Embryos habe. Die alte Evolutions- oder Präformationslehre hatte hiermit, wenn auch in sehr modifizierter Gestalt, eine Wiederbelebung erfahren.

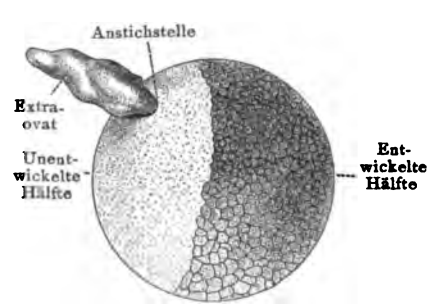


Fig. 1. Semiblastula. Halbentwickeltes Froschei im Vielzellenstadium. Die linke Eihälfte ist im Zweizellenstadium angestochen.
Aus LAQUEUR: Archiv für Entwicklungsmechanik.

Da durch zahlreiche Beobachtungen ein Bestandteil der Zellen, der Kern, als wichtig für die Zelleistungen, besonders für die Teilung erkannt wurde, wandelte sich das Prinzip His' der organbildenden Keimbezirke zum Teil in ein solches der organbildenden Kernbezirke um. In dem Kern sah besonders der Zoologe Weismann, einer der ersten und bedeutendsten Vorkämpfer für die Darwinsche Lehre, die Stätte der wirklichen Keim- und Erbmasse, das sog. Keimplasma; Weismann arbeitete auch in seiner berühmten Keimplasmatheorie eine moderne Lehre der Präformation am schärfsten aus. Danach ist das Keimplasma aus so viel Bestimmungsstücken, Determinanten, zusammengesetzt, als das fertige Individuum vererbungsfähige Eigenschaften besitzt. Näher auf diese Lehre einzugehen, verbietet uns hier der Raum.

Entwicklungsmechanisches Vermögen der ersten Furchungszellen. Ehe es aber auch zu so weitgehenden Theorien kommen konnte, mußte zuallererst die Hauptfrage entschieden werden: haben denn wirklich die einzelnen Eiteile eine Bedeutung für bestimmte Teile des späteren Embryo, und wenn, haben sie auch in sich die Fähigkeit, Stücke des Embryo aus eigener Kraft unabhängig vom Ganzen oder von den anderen Eiteilen aus sich hervorgehen zu lassen? Man kann diese Fragen auch als die nach dem entwicklungsmechanischen Vermögen, nach der Potenz der ersten Furchungszellen bezeichnen.

Roux' Versuche am Froschei. Halbembryonen.

Auch hier ist es wiederum Roux, der zur Lösung dieser Fundamentalfrage das Experiment heranzog. Mit einer heißen Nadel zerstörte er (1882) die eine Hälfte des Froscheies, kurz nach der ersten Teilung, also nach der Zerlegung in zwei Hälften. Wird ein so mißhandeltes Ei sich überhaupt weiter entwickeln, und wenn, zu welchem Gebilde? Man versteht den Schauder des Adepten, von dem Roux erfaßt wurde, daß er „es wagte, in so grober Weise in den geheimnisvollen Komplex aller Bildungsvorgänge eines Lebewesens einzugreifen". —

Nach dem Eingriff gingen einige Eier sogleich zugrunde, andere entwickelten sich wie normale, mit keinem oder nur geringem Defekt, bei vielen der angestochenen Eier teilte sich aber nur die nichtverletzte Hälfte und machte eine Reihe Entwicklungsstufen durch, ganz als wenn sie die Hälfte eines normalen Eies wäre; es entstand so eine halbe, sog. Semiblastula (Fig. 1) und dann weiter daraus ein halber Embryo (Fig. 3 u. 4).[1] Auf dieser Stufe starben die meisten Halbbildungen ab. Indessen geschah es auch in seltenen Fällen, daß sich noch nachträglich die verletzte Hälfte entwickelte, die unverletzte Hälfte in der Ausbildung einholte, und so schließlich aus dem angestochenen Ei ein normales Tier hervorging (der erste Modus der Postgeneration).

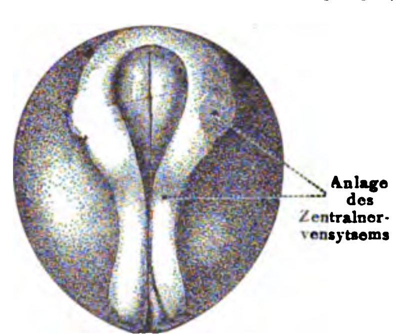


Fig. 2. Normaler Froschembryo. Rückenansicht. Aus ROUX: Virchows Archiv.

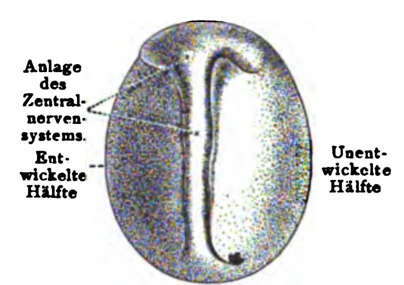


Fig. 3. Hemiembryo. Rückenansicht. Halbentwickeltes Froschei in frühem Embryonalstadium. Die eine Eihälfte ist im Zweizellenstadium angestochen. Aus LAQUEUR: Archiv für Entwicklungsmechanik.

Ja, noch ein Fall trat ein, daß sich der ursprünglich halbe Embryo umordnete, und ohne Verwendung des Materials der verletzten Hälfte eine Ganzbildung, dann freilich nur etwa halb so groß wie ein normaler wurde (zweiter Modus der Postgeneration). — Diese Experimente im Zweizellenstadium ergänzte Roux durch ähnliche Anstichversuche an Eiern nach der zweiten Teilung, also im Vierzellenstadium, und je nachdem er nur eine oder drei der Furchungszellen verletzt hatte, erhielt er Dreiviertel- bzw. Einviertelembryonen.

Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung.

Das wesentliche Ergebnis seiner Versuche konnte Roux etwa in folgender Weise zusammenfassen: „es besitzen die durch Selbstteilung des Eies gebildeten Eiteile, die sog. Furchungszellen, das Vermögen der Selbstdifferenzierung", d. h. erstens liegt das Material zu späteren Teilen des fertigen Organismus in bestimmten Eiteilen, ferner aber in ihnen auch die Kräfte oder Faktoren, die sie zur Entwicklung veranlassen. Die typische Entwicklung des Froscheies kann man danach als „Mosaikarbeit" auffassen, indem bestimmte Stücke des Embryo selbständig, jedes für sich, aus bestimmten Teilen des Eies hergestellt werden, ähnlich wie ein Mosaikbild.

Der Gegensatz zur Selbstdifferenzierung ist „abhängige Differenzierung", — das bedeutet, daß die Ausgestaltung eines Eiteiles sich nicht ohne irgendwelche Mitwirkung anderer, außerhalb gelegener Faktoren vollzieht. Denken wir an unsere bisherigen Beispiele, so wäre die Entwicklung jeder

1) Zum Vergleich mit dem Halbembryo ist auch ein normaler Froschembryo abgebildet (Fig. 2). — Die Fig. 1—3 sind Lupenvergrößerungen; Fig. 4 ist nach einem mikroskopischen Schnitt gezeichnet.

Froscheihälfte Selbstdifferenzierung, dagegen der Beginn der Entwicklung, die erste Teilung des Gesamteies abhängige Differenzierung, nämlich abhängig von der Befruchtung. Außer diesem typischen Verhalten ist aber noch ein anderes möglich, das nach atypischen Beeinflussungen eintritt (z. B. die Postgeneration).

Hertwigs und Driesch' Versuche am Froschei.

Sehen wir schon an diesen wenigen Erfahrungen, daß eine eindeutige Antwort auf das Determinationsproblem, wie heute das Kampfobjekt zwischen Evolution oder Epigenese genannt wird, unmöglich ist, wieviel stärker tritt die außerordentliche Kompliziertheit dieser Frage hervor, wenn wir die Versuche anderer Autoren an demselben Objekte, am Froschei oder gar an Vertretern anderer Tierarten kurz überschauen. Einer der ersten Forscher auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte, Oskar Hertwig, bestätigte nur zum Teil die Erfahrungen Roux' über die Bildung von Halb- usw. Embryonen, vor allem aber zog er aus ähnlichen Befunden andere Schlüsse und betonte immer wieder, daß die sog. abgetötete Eihälfte noch immer von einem wesentlich bestimmenden Einfluß auf die unverletzte Hälfte ist, also deren Entwicklung darum auch „abhängige Differenzierung" ist; das Ganze hat stets einen Einfluß auf die Teile. Besonders wurde dies von Hertwig und Driesch aus ihren interessanten Versuchen am Froschei geschlossen. Wenn sie nämlich befruchtete Eier durch zwei parallele Glasplatten preßten, so platteten sich je nach der Richtung des Druckes die Eier ab, es entstanden scheibenähnliche Bildungen. Bei der Teilung sind dann die einzelnen Furchungszellen mit ihren Kernen, wie eine einfache Überlegung ergibt, zueinander anders orientiert wie im normalen, runden Ei, das Material wird gleichsam durcheinandergewürfelt. Trotzdem entstehen aber aus solch gepreßten Eiern normale Embryonen, der einzelne Eiteil kann also nach Hertwigs Folgerung keine bestimmte Aufgabe gehabt haben.

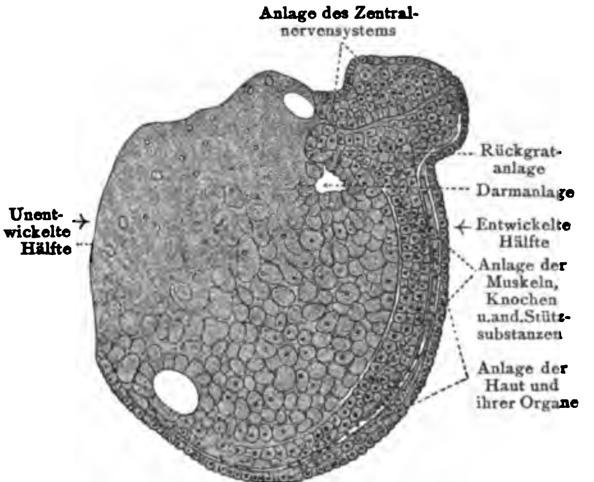


Fig. 4. Mikroskopischer Schnitt durch den in Fig. 3 abgebildeten Hemiembryo. Aus Laqueur: Archiv f. Entwicklungsmechanik.

Zwischen Hertwig und Roux entspann sich ein jahrelanger, ziemlich erbitterter Kampf, aber — und das ist für die Wissenschaft das Wesentliche — der Kampf war nicht fruchtlos und nur theoretisierend, sondern er regte die Kämpfer und vor allem ihre Mitstreiter stets zu neuen Versuchen an.

Versuche an andern Tiergattungen.

Wurden Seeigeleier nach der ersten Furchung oder den ersten Teilungen zerlegt — es gelingt dies z. B. durch eine ingeniöse Methode Herbsts auf chemischem Wege: Aufziehen der Eier in kalkfreiem Wasser —, so entwickeln sich die Eiteile nicht zu Teilgebilden, sondern zu Ganzbildungen, natürlich in verkleinertem Maße. Es gelang so Driesch, aus einem Seeigelei bis zu acht aus-

gewachsene Seeigel hervorzubringen, ja bis zu 16 Larven, die aber auf diesem Stadium abstarben.

Ist also die Lehre Roux' falsch, ist keine Präformation in den Eiteilen zu erkennen?

Es folgten wieder andere Versuche an Tieren, die dem Frosch viel mehr verwandt sind. Herlitzka durchschnürte mit einem feinen Frauenhaar fast ganz das Ei eines Molches nach der ersten Teilung, und aus den beiden Hälften entstand je ein ganzer verkleinerter Molch. Gerade das Entgegengesetzte lehrten wieder Experimente an Rippenquallen. Bei dieser Tierklasse war schon vor der entwicklungsmechanischen Ära dem Zoologen Chun aufgefallen, daß nach starken Stürmen Exemplare gefunden wurden, die statt der mit feinen Wimperhaaren besetzten acht sog. Rippen nur vier hatten. Spätere eigene Versuche dieses Forschers wie die mehrerer anderer Autoren lehrten eine außerordentlich weitgehende Spezifikation der ersten Furchungszellen. Es ließ sich z. B. nach der dritten Teilung durch Verletzung einer von den acht Zellen eine Qualle mit sieben Rippen erzeugen, und Verlagerungen einiger Zellen nach der vierten Furchung hatte bestimmte Mißbildungen der ausgewachsenen Tiere zur Folge u. dgl. m. (Fischel). Stellte man bei Medusen, ganz nahen Verwandten der Quallen, ähnliche Versuche an, so zeigte sich in gewissem Sinne gerade das Gegenteil: getrennte Furchungszellen lieferten ganze, verkleinerte Tiere.

Bestehen wirklich unüberbrückbare Gegensätze zwischen den Tierklassen schon am Ausgange der individuellen Entwicklung? — Nein. Sehen wir genau zu, so hatte schon Roux in seinen ersten Versuchen das einigende Band gefunden, und durch diese Versuche wie durch Experimente späterer Forscher ist eine Vermittlung der Anschauungen möglich geworden. —

Erklärung der Verschiedenheit der Ergebnisse.

Kehren wir nochmals zum Frosche zurück und erinnern wir uns, daß Roux bereits gesehen, daß nicht alle verletzten Eier, sofern sie sich überhaupt weiter entwickelten, zu Teil- (Halb-, Viertel-) Embryonen wurden, sondern daß einige sofort, andere erst spät Ganzbildungen ergaben. Roux sprach darum von früherer oder späterer Postgeneration, beschrieb ihre verschiedenen Modi und erkannte auch, daß die Postgeneration nun nicht mehr nur Selbstdifferenzierung der verletzten Teile ist, sondern daß Einflüsse der unverletzten Hälfte nachzuweisen sind: also abhängige Differenzierung besteht. Jedenfalls lag ein atypisches, von der Norm abweichendes, Verhalten vor; dies zeigte, daß Eiteile, auch wenn sie bei typischer, ungestörter Entwicklung zur Erzeugung bestimmter Gebilde präformiert waren, unter veränderten Umständen zu anderen Körperteilen werden können.

Th. H. Morgan, einer der besten Vertreter der Entwicklungsmechanik in Amerika, zeigte dies noch deutlicher und erleichterte uns das Verständnis der komplizierten Verhältnisse. — Wurden zweizellige Froscheier nach der Rouxoperation (Verletzung der einen Furchungszelle) umgedreht, gleichsam auf den Kopf gestellt, und so während der folgenden Zeit festgehalten, so entwickelte sich eine verkleinerte Ganzbildung aus der unversehrten Eihälfte, während bei normaler Stellung eine Halbbildung entstand. Diesem Versuch entspricht ganz ein

etwas früheres Ergebnis des Würzburger Anatomen Schultze. Aus unverletzten Eiern, die etwas zwischen horizontalen Glasscheiben gepreßt und fixiert waren, und nach der ersten Furchung um 180° herumgedreht wurden, entwickelten sich je zwei Ganzbildungen von halber Größe oder allerhand unvollkommen symmetrische „Doppelbildungen".

Das Wesentliche ist also: durch Umordnung des Eiinhaltes kann eine vorher bestehende Organisation geändert werden, und eine neue sich ausbilden. Mit anderen Worten: gegen eine ursprünglich vorhandene Präformation spricht nicht die Tatsache, daß unter veränderten Bedingungen auch ein normal aussehendes, nicht der Präformation entsprechendes Gebilde entsteht. Die Leichtigkeit, mit der Umordnungen in den Eiern bei ihren ersten Furchungsstadien eintreten können, ist bei den verschiedenen Froscharten verschieden, freilich vielleicht auch verschieden der Grad der normalerweise vorhandenen Besonderheit (Spezifikation) der sog. Präformation.

Die verschiedenen Erfahrungen, die wir hier bei der Erforschung des entwicklungsmechanischen Vermögens der ersten Furchungszellen kennen gelernt, hat Driesch noch in folgender Weise prägnant zusammengefaßt. Er sagt, wenn wir das wirkliche „Schicksal" einer Furchungszelle, also das, was aus ihr bei der Entwicklung schließlich wird, als ihre prospektive Bedeutung bezeichnen, so sehen wir, daß ihre gesamten Möglichkeiten dadurch nicht zu vollem Ausdruck kommen. Denn es hätte ja die Furchungszelle unter anderen Umständen zu etwas anderem werden, also ein anderes Schicksal haben können. Alle die verschiedenen Schicksale, die verschiedenen Bedeutungen, die eine Furchungszelle haben kann, faßt Driesch als ihre prospektive Potenz zusammen. Er wird dann den bisherigen Erfahrungen durch den kurzen Ausdruck gerecht: die prospektive Potenz der Furchungszellen ist größer als ihre prospektive Bedeutung.

Komplikation des Determinationsproblems.

Welche Form man aber auch den Ergebnissen der entwicklungsmechanischen Versuche an den Furchungszellen geben mag, eines haben sie jedenfalls gezeigt: eine prinzipielle, eindeutige Beantwortung einer solch fundamentalen und komplizierten Frage, wie sie das Determinationsproblem darstellt, ist unmöglich. Wir haben bereits gesehen und werden weiterhin noch immer deutlicher erkennen, wie innig sich epigenetische mit evolutionistischen Elementen verketten. Und es ist Aufgabe experimenteller Prüfung, in jedem Einzelfall zu erfahren, was ist hier schon vorgebildet, in welcher Form, inwieweit ist dies Abänderungen fähig, von welchen Bedingungen ist die normale, typische Ausgestaltung, von welch anderen Bedingungen etwaige Abänderungen abhängig.

Verbreitung der Regeneration.

Weitere morphologische Untersuchungen, die in Beziehung zum Determinationsproblem stehen. a) Regeneration. Die bisher behandelten Fragen sind zum Teil älter, und vor der Ära der eigentlichen Entwicklungsmechanik aufgeworfen; sie begegnen uns bei den Problemen der Regeneration, der Wiederbildung verletzter oder verlorener Teile. Hier experimentiert uns gleichsam die Natur vor, und wir erfahren schon vielerlei,

wenn wir beobachten, freilich wiederum mehr, wenn wir ihren Spuren folgen und selbst analytische Versuche anstellen.

In der Fähigkeit, Verlorenes wiederzubilden, existieren alle Übergänge: vom bejahrten Menschen herab, dessen einfache Schnittwunde sich nicht mehr schließen will, weil die Haut sich nicht mehr neu bilden kann, bis zum Seestern herauf, wo ein übriggebliebener Arm imstande ist, das ganze Tier mit Leib und allen fünf Armen aufzubauen. Man kann so aus einem Seestern unter Umständen fünf hervorbringen. Die erstaunliche Fähigkeit der niederen Tiere zur Regeneration ist so groß, daß man in Fällen, ähnlich dem eben erwähnten des Seesterns, geradezu von einer Schizogonie, d. h. von Fortpflanzung durch Teilung gesprochen hat. Und sie unterscheidet sich von der Art und Weise, wie sie bei manchen Tieren regulär vorkommt, eigentlich nur durch die gewaltsame Art der Auslösung.

Wiederholte Regeneration.

Die Regeneration ist auch nicht, wie ja schon durch alltägliche Erfahrungen bekannt ist, auf ein einmaliges Eintreten beschränkt, sondern sie kann sich wiederholt an derselben Stelle einstellen. Schon vor zwei Jahrhunderten konnte Spallanzani Bein und Schwanz eines Molches sechsmal hintereinander abschneiden und immer wieder neu entstehen lassen, ja, die Haut mit all ihren Drüsen am Ohr des Kaninchens wurde in Versuchen des Bonner Pathologen Ribbert mehr als einhundertmal regeneriert.

Morphallaxis.

Groß ist die Zahl der Bemühungen, die verschiedenartigen Regenerationserscheinungen einheitlich zu beschreiben. Lange meinte man, ihnen dadurch gerecht zu werden, daß man sagte: Gleiches bringt wieder Gleiches hervor. Die Wiedererzeugung des Verlorenen wäre dann gleichsam nur ein Wachstum der verschieden differenzierten Teile, also Knochen brächte wieder Knochen hervor, Haut wieder Haut usw. Aber je genauer man hinsah, um so weniger wollten solche einfache Formeln den komplizierten Tatsachen gerecht werden. Man erkannte, daß auch die äußerlich einfachsten Regenerationen mit Umbildungsvorgängen verknüpft sind. Vor allem gehen so und so viele Erneuerungsprozesse gar nicht von der Wundfläche aus, es treten vielmehr Umdifferenzierungen verschieden weit von dieser entfernt auf. Sie sind äußerlich manchmal zunächst als eine Entdifferenzierung erkennbar, d. h. als Rückkehr zu einem undifferenzierten Zustand; und von diesem aus beginnt dann erst die Neubildung. Diese Fälle hatten mit der gewöhnlichen Regeneration von der Wundfläche aus wenigstens das gemein, daß die entstandenen Teile zuerst klein im Verhältnis zu dem unverletzten Teil des Tieres waren, und erst allmählich zur entsprechenden Größe heranwuchsen. Es wurden aber schließlich auch Fälle entdeckt, wo der ganze übriggebliebene Rest sich umbildete, seine gesamte Ausbildung wieder verlor, um dann mit all seinen Teilen, die sogleich zueinander in harmonischem Verhältnis stehen, wiederum hervorzugehen, — gleichsam wie der Vogel Phönix, der aufs neue aus der Asche entsteht. Diese wunderbare Form der Regeneration nennt man Regeneration durch Umdifferenzierung (Roux) oder Morphallaxis (Morgan). So beschreibt z. B. Driesch folgenden Fall:

Wenn einer Seescheide, einem sehr hochstehenden, wirbellosen Tier, ein

Hauptteil, der sog. Kiemenkorb (ungefähr dem Kopf und der Brust eines Wirbeltieres vergleichbar) weggeschnitten wird, so bildet sich der übriggebliebene Rest um (Fig. 5). Zuerst wird er immer unansehnlicher, verliert seine ursprüngliche Gestalt, alle vorhandenen Differenzierungen, er wird kuglig und gleicht schließlich äußerlich einem etwas großen, undifferenzierten Ei (Fig. 5, e). Auf diesem Zustande bleibt er eine Weile, dann formt er als Ganzes sich wieder um, neue Differenzierungen entstehen an ihm — bis sich schließlich eine verkleinerte Seescheide gebildet hat, deren Teile sogleich alle zueinander in Proportion und Harmonie stehen.

Regeneration und Entwicklungstheorien.

Dies letzte Beispiel, dem sich andere an die Seite stellen ließen, wurde ein besonderer Stützpunkt gegen rein präformationistische und rein mechanistische Bildungstheorien. Ihre Gegner sind zahlreich und haben in ihrer Reihe mit die besten Biologen. An ihrer Spitze steht neben Driesch, dem ersten Vertreter der modernen Vitalisten, der bekannte Embryologe O. Hertwig, der seine Anschauung in einer besonderen, wesentlich epigenetische Elemente enthaltenden Biogenesistheorie zusammengefaßt hat.

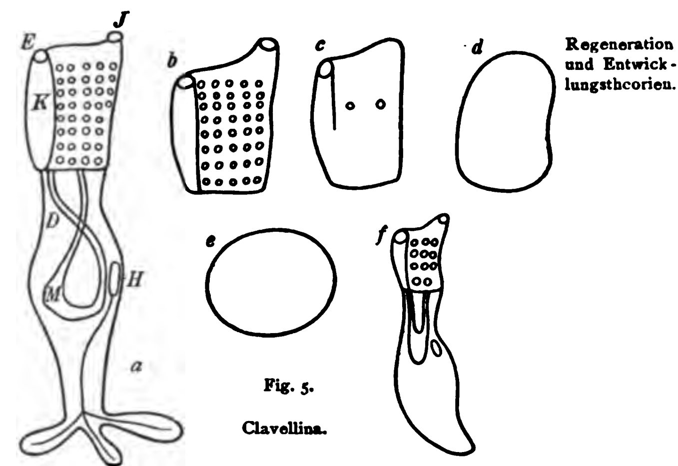


Fig. 5.
Clavellina.

a Schema des normalen Tieres: *E* und *J* Öffnungen, *D* Darm, *M* Magen, *H* Herz.
b Der isolierte Kiemenkorb. — *c*-*e* verschiedene Stadien der Reduktion des Kiemenkorbes.
f Die neue kleine Ascidie (Clavellina).
Aus Driesch: Philosophie des Organischen.

Es ist hier nicht der Ort, genauer auf die verschiedenen Entwicklungstheorien einzugehen, auch im folgenden werden wir sie nur streifen können. Nur weniges sei aber im Anschluß an das schon vorher Besprochene hier gesagt. Zweifellos ist die Schwierigkeit zuzugeben, die zuletzt erwähnten Befunde der Morphallaxis, ja auch schon die einfachsten Regenerationen mit der Anschauung wirklich fester Präformation in Einklang zu bringen. Ja, man wird auch zugeben müssen, daß Versuche hierzu, wie sie in Darstellungen von Roux und Weismann, den bedeutendsten Verfechtern der modernen Evolution-Präformationstheorie hervorgetreten sind, unbefriedigend sind. Nach ihnen sollen die Zellen außer dem Plasma, das ihre typische Ausgestaltung besorgt, noch ein Reserveplasma enthalten, das unter besonderen Umständen aktiviert wird und die Regeneration leistet. Ist eine solche Auffassung, wie gesagt, auch nicht befriedigend, so heißt es doch, das Kind mit dem Bade ausschütten, wenn jede Anordnung im Keimplasma geleugnet wird. Es ist dies derselbe, nach unserer Meinung irrige Schluß, den wir schon bei den ersten entwicklungsmechanischen Experimenten kennen gelernt hatten, wo auch von vielen die Annahme präformierter Ordnung abgelehnt wurde, weil unter abnormen Umständen Um- und Neugestaltungen eintreten können.

Es ist wohl kaum nötig, hier zu sagen, daß also von einer Erklärung der Regeneration, nach der sie als Folge bestimmter Faktoren, letzten Endes physikalischer oder chemischer Natur, zu begreifen wäre, noch keine Rede ist, genau so wenig wie von einer Erklärung der Entwicklung. Es ist darum unserem heutigen Stand der Kenntnisse wohl am meisten entsprechend, wenn wir ein ehrliches Ignoramus sagen, weitere analytisch ermittelte Tatsachen zu sammeln suchen, und sie, ohne durch übermäßige Begriffsbildung zu verdunkeln, und so scheinbar zu verstehen, lieber unvermittelt nebeneinander stellen, freilich, — dies alles in der Hoffnung, daß sie sich einmal später einheitlich auffassen lassen.

Angebliche teleologische Erklärbarkeit der Regeneration.

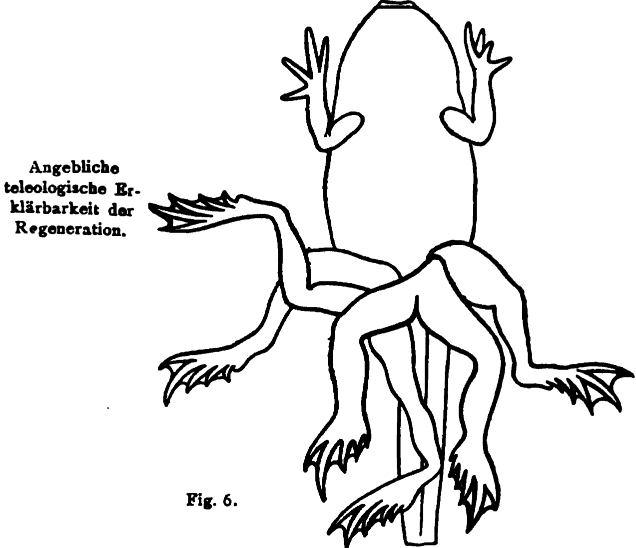


Fig. 6.

Mehrfachbildung des Beckens und der Hintergliedmaßen. Nach TORNIER.
Bauchansicht einer Larve von Pelobates fuscus, der auf jugendlichem Stadium die Anlage der Hintergliedmaßen gespalten wurde.
Aus KORSCHELT: Regeneration und Transplantation.

Aber ist schon eine verfrühte mechanistische Deutung gefährlich, wieviel schlimmer noch ein vorzeitiger Verzicht auf jede streng kausale, naturwissenschaftliche Erklärungsmöglichkeit, wie sie von den Gegnern der Entwicklungsmechanik proklamiert wird. Dies geschieht aber nicht offen als Verzicht, sondern eingekleidet in die Form einer sog. teleologischen Erklärung, wie sie von den sog. Neovitalisten zum Prinzip erhoben wird. So würden die Regenerationen als zweckmäßige Erscheinungen eines ganzen Systems zu erklären sein, dessen Ziel eben die Erhaltung des Ganzen ist. Es wird also auf Eingriff zweckmäßig reagieren, unter diesen Umständen anbauen wie bei der gewöhnlichen Regeneration, unter anderen wie bei der Morphallaxis erst alles niederreißen und von Grund auf neu aufbauen: jedes einzelne Verhalten, immer kontrolliert von dem „Ganzen, das den Zweck in sich hat", die alte Aristotelische Entelechie. Soll das Wort Zweck aber mehr denn ein Wort sein, wirklich ein Begriff, bei dem wir uns etwas denken können, so muß der Zweck bewußt sein, denn ein unbewußter Zweck scheint nicht anders wie „hölzernes Eisen"; also letzten Endes läuft die Erklärung auf Annahme einzelner zweckbewußter Wesen hinaus.

Es heißt eigentlich, den Tatbestand der tiefen Kluft zwischen einer solchen Vorstellung und einer wirklich naturwissenschaftlichen, am Ende zu Naturgesetzen führenden Auffassung verdunkeln, wenn von den Gegnern vitalistisch-teleologischer Systeme Beispiele aufgezeigt und besondere Experimente angestellt werden, welche die Unzweckmäßigkeit im Verhalten der Lebewesen nachweisen sollen. So haben z. B. gerade Versuche über Regeneration gezeigt, daß durchaus nicht immer das Fehlende zum Ganzen, das am besten

Passende wieder gebildet wird, sondern höchst merkwürdige mißgestaltete Wesen erscheinen nach manchen Verletzungen: Einschnitte in den Beckengürtel des Frosches ließen Frösche mit mehreren Beinen (Fig. 6) entstehen, Einschnitte in die Mittelhand, Hände mit viel überzähligen Fingern (Barfurth, Tornier), ja Würmer mit je zwei Köpfen sind durch ähnliche Eingriffe zu erzielen gewesen (Driesch). So interessant solche Befunde sind, es kommt ja nicht im einzelnen darauf an, ob uns solche Vorgänge zweckmäßig erscheinen oder unzweckmäßig. Auch, wenn es anscheinend nur zweckmäßiges Geschehen gäbe, so würde dadurch die naturwissenschaftliche Erklärung um nichts gefördert, sie verlangt als Ursache eines Geschehens ein vorhergehendes anderes bzw. bestimmte Faktoren und versucht, die Beziehung zwischen den Vorgängen so rein darzustellen, daß sich letzten Endes ein zahlenmäßiger Ausdruck dafür herstellen läßt. — Diese letzte theoretische Erörterung soll den vorläufigen Charakter unseres oben stehenden „Ignoramus“ betonen; sie soll darauf hinweisen, daß wir „vorläufig“ keine mechanistische Entwicklungs- und Regenerationstheorie kennen, sie soll aber auch entschieden ablehnen, daß es darum besser wäre, diese Unkenntnis mit der vorgespiegelten Kenntnis durch teleologische Annahmen zu vertauschen.

b) Ex- und Transplantation. Gehen wir jetzt vom Theoretischen wieder zum Tatsächlichen über und verfolgen wir die der Regeneration ganz verwandten Erscheinungen der Ex- und Transplantation (Pfropfung), so zeigen sie unter dem Gesichtspunkte des Determinationsproblems gesehen ziemlich das Entgegengesetzte: Während nämlich die Erfahrungen bei der Regeneration mehr Material zu epigenetischen Anschauungen lieferten, im wesentlichen abhängige Differenzierung hierbei eine Rolle spielte, so haben die vielen Ex- und Transplantationsversuche gerade der letzten Zeit eine Fülle von Material für Lehren der Präformation, vor allem für die weitgehende Selbstdifferenzierung der einzelnen Keimteile erwiesen.

Daß abgeschnittene (explantierte) Pflanzenteile auf geeignetem Nährboden weiterleben und sich weiter ausgestalten, ist eine recht alte Erfahrung (Stecklinge). Die sog. Transplantation, die Übertragung auf ein anderes Individuum, die Pfropfung, ist nur ein Spezialfall. Bei Tier und Mensch mußte man bis vor kurzer Zeit annehmen, daß das einzig geeignete Medium, das eine Weiterexistenz isolierter Körperteile ermöglichte, ein recht nah verwandtes gleichartiges Individuum ist, und so kamen im Tierreich nur Transplantationen in Betracht. Versuche hierzu gehen auch ziemlich weit zurück, so wurden schon im 17. Jahrhundert abgeschlagene Nasen durch Haut ersetzt. — Aber eine weitergehende Anwendung der Transplantation war erst in der neueren Zeit durch genaueste Benutzung der Erfahrungen der modernen Chirurgie, unter anderem der strengsten Asepsis möglich. Auf einige der so gewonnenen Resultate kommen wir weiter unten bei Erörterung eines anderen Problems der Entwicklungsmechanik nochmals zurück.

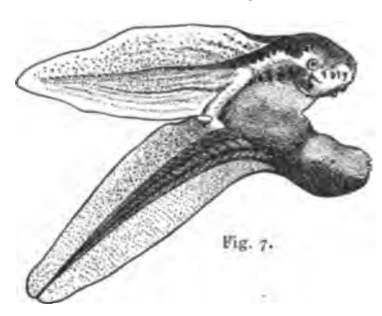
Embryonale Transplantation.

Hier interessieren uns vor allem Versuche, die an Embryonen angestellt sind. Dem viel zu früh verstorbenen Embryologen Born gelangen wundervolle Transplantationen an Froschlarven. Er setzte die Kopfanlage einer Larve

auf eine andere, und so entstanden Individuen mit zwei Köpfen; auch zwei quer abgeschnittene Vorderteile brachte er mit ihren Wundflächen aneinander und erzeugte dadurch Gebilde, wie sie die Bilder auf Altenburger Spielkarten, allerdings mit menschlichem Typus, zeigen, oder er vereinigte zwei Larven durch Vernähung der beiden Vorderseiten (Fig. 7). Ja, auch Kopf und Schwanzstücke von Larven verschiedener Froscharten (Harrison) konnten zusammengesetzt und z. B. Frösche mit dunklem Vorder- und hellem Hinterteil erzeugt werden; dabei ließen sich speziell embryologische, mit anderen Methoden kaum zu lösende Fragen beantworten.

Parabiose.

Es ist gewissermaßen nur eine Übertragung dieser Versuche vom Embryo des niederen Tieres auf das erwachsene Säugetier, wenn vor sechs Jahren dem Chirurgen Sauerbruch zuerst, und seither vielen anderen die Erhaltung zweier Kaninchen, Ratten usw. in Symbiose gelungen ist. Man erzeugte künstlich gleichsam siamesische Zwillinge, vernähte z. B. nach beiderseitiger Öffnung des Bauchraumes Wundränder eines Tieres mit denen des anderen ähnlich wie in Fig. 7 u. dgl. m. Es ließen sich schon mehrere recht interessante Fragen der Physiologie und Pathologie an solchen in sog. Parabiose lebenden Tieren prüfen.



Künstl siamesischer Zwilling nach BORN. Bauchvereinigung einer Larve von Rana esculenta mit einer Larve von Rana arvalis am 12. Tage. Aus KORSCHELT: Regeneration und Transplantation.

Embryonalanalyse.

Wenn sich bei den zuerst erwähnten Transplantationen Borns und Harrisons schon die weitgehende Selbständigkeit der überpflanzten Teile herausgestellt hatte, so hatte es sich hierbei noch immer um relativ große Embryonalteile gehandelt. Wie weit wirklich die Selbstdifferenzierung einzelner Organe und Organteile ginge, blieb durchaus noch unentschieden. Dies wurde besonders durch die von den Deutschen Braus und Spemann und dem Amerikaner Harrison geübte Embryonalanalyse ermittelt. Besteht überhaupt Selbstdifferenzierung der einzelnen Keimstücke, so werden sie, auf ein geeignetes Medium übertragen, die in ihnen angelegten Gebilde entstehen lassen. Man muß hier nur ebenso die Entwicklung abwarten, wie bei unbekannten Samen, die man in die Erde steckt, um ihre Art zu erkennen. Solche Transplantationen sind mannigfaltig ausgeführt worden und ergaben aufs wunderbarste die vermutete Selbstdifferenzierung von Gliedmaßen und Organen. Man erkannte aber weiterhin, daß gleichzeitig in solchen aus Selbstdifferenzierung hervorgegangenen Teilen einzelne Gebilde vorhanden sind, die in abhängiger Differenzierung von anderen Teilen entstanden sind.

Einige Beispiele mögen diesen theoretischen Auseinandersetzungen mehr Leben geben. Braus schnitt beim Froschembryo eine sog. Armknospe, gerade als man sie als eine Hervorwölbung an der Larve erkannte, aus und pflanzte sie am Kopf einer anderen ein. Es entstand so ein Frosch, der neben seinen vier regulären Extremitäten ein fünftes, ganz entwickeltes Bein trug. Dies Bein war hinsichtlich seiner Funktion insoweit normal, als es sich gut bewegte, und dem-

entsprechend waren auch alle seine Nerven völlig ausgebildet. Es schien damit eine Frage, welche die besten Anatomen wie Physiologen lange beschäftigt hatte, gelöst, nämlich die nach der Entstehung der Nerven. — Die einen behaupteten, die Nerven entständen an Ort und Stelle durch allmähliche Differenzierung dort befindlicher Zellen, die anderen bestritten überhaupt den selbständigen Charakter der Nerven und faßten sie ausschließlich als Ausläufer von Zellen (Ganglienzellen) der nervösen Zentralorgane (Gehirn und Rückenmark) auf. Diese letzte Auffassung spielt als Neuronentheorie in der Physiologie und Pathologie des Nervensystems eine große Rolle. — Das Braussche Experiment schien der ersten Anschauung über Entstehung der Nerven recht zu geben, die Neuronentheorie hatte anscheinend einen schweren Stoß erfahren, aber — es schien nur so. Die genauere Untersuchung des aufgepfropften Armes ließ schon Braus erkennen, daß ein gewisser, wenn auch ungewöhnlicher Zusammenhang der Nerven des Armes mit dem Zentralnervensystem des Frosches besteht; der Nerv des aufgesetzten Armes hatte Verbindung mit den Gesichtsnerven des Wirtstieres.

Von Harrison wurde der Versuch wiederholt, aber mit sicherer Ausschaltung jedes nervösen Zusammenhanges des Transplantates mit seinem Träger. Das ist aber gar nicht so einfach. Denn die Nerven suchen auf den verschlungensten Wegen zu dem Transplantat vorzudringen. Es mußte also ein Wirt gewählt werden, der überhaupt kein Nervensystem besaß. Dies war zu erzielen, wenn man auf frühem Stadium einer Larve die gesamte Anlage der Zentralorgane, das sog. Medullarrohr, exstirpierte. Damit aber dann ein solches eines der wichtigsten Organe beraubtes Wesen weiter existierte, mußte es selbst auf eine normale Larve, die gleichsam als Amme fungierte, eingepflanzt werden. Das Ergebnis der Pfropfung einer Armknospe auf eine nervenlose Larve zeigte, daß sich in der Tat alle Gewebe eines Armes in Selbstdifferenzierung der Anlage entwickeln konnten mit Ausnahme der Nerven; es entstand nämlich ein Arm, der bis auf den völligen Nervenmangel normal war.

Ähnlich ingeniöse Versuche führte der Rostocker Zoologe Spemann aus. Ihn interessierte die Entwicklung des Auges, von dem man lange wußte, daß seine wesentlichen Bestandteile aus zwei verschiedenen Keimanlagen entstehen: der lichtempfindliche Apparat, die Netzhaut, als Ausstülpung des Gehirns, den sog. Augenbecher bildend — der lichtbrechende Apparat, die Linse, als Einstülpung der Haut. In der Norm treten beide Bestandteile gemeinsam auf. Sind sie nun bei ihrer Entwicklung in Abhängigkeit vom Gehirn, stehen sie in kausaler Beziehung zueinander? Wurde der Augenbecher unter die Haut an eine beliebige andere Stelle des Körpers eingepflanzt, so machte er dort normale Ausgestaltungen durch, aber was noch wunderbarer ist, die beliebige Hautstelle, die über dem Transplantat lag, wandelte sich in eine Art Linse um. Eines der schönsten Beispiele, wie innig sich abhängige und Selbstdifferenzierung verknüpfen, und wie richtig Roux vorausgesagt hatte, daß wesentliche Fortschritte unserer Erkenntnis auch auf embryologischem Gebiet nur an exakt angestellte, analytisch durchdachte Experimente geknüpft sind!

Explantation. Aber noch viel mehr dürfen wir von solchen Versuchen erwarten. Neue Bahnen eröffneten sich gerade ihnen in den letzten Zeiten. Als ich oben die Transplantation nur einen Spezialfall der Erhaltung isolierter Organe und Organteile nannte, so geschah es mit Recht. Denn auch beim Tier ist es gerade jetzt gelungen, den allgemeinen Fall darzustellen, explantierte Organe ohne jeden Zusammenhang mit einem Organismus zu erhalten. Die Physiologen hatten schon seit langem solche Versuche unternommen, und eine große Zahl ihrer Beobachtungen ist an überlebenden Organen, Muskelnerven, angestellt. Aber meist handelte es sich da nur um Teile von Kaltblütern, und bei Warmblütern nur um relativ kurze — wenn auch zuerst immerhin überraschend lange — Zeiten, während deren Organe funktionsfähig blieben. Am besten gelang es zuerst beim Herzen. Man durchströmte es nach seiner Herausnahme mit Blut oder bestimmten Nährlösungen. Das Hauffsche Märchen vom steinernen Herzen ist dann fast kein Märchen mehr! Herzen von Säugetieren, auch das des Menschen, konnte man nach dem Tode des Individuums mehr als einen Tag in einem Glas schlagend erhalten (Locke, Kuliabko u. a.), Kaltblüterherzen noch viel länger; Darmstücke von Meerschweinchen, zeitweise durch niedrige Temperatur künstlich ruhiggestellt, registrierten ihre Bewegungen bis zum zweiundzwanzigsten (!) Tag nach der Herausnahme (Laqueur).

Gewebskultur. Für irgendwelche embryologische Fragen mußte aber die Methode geändert, und die Zeit der Funktionstüchtigkeit noch verlängert werden. Die Bedeutung solcher Versuche ist von Roux bereits vor drei Jahrzehnten in seinen ersten entwicklungsmechanischen Untersuchungen betont worden, lange vor der praktischen Ausführung. Diese zuerst geleistet zu haben, ist das große Verdienst Harrisons. Er hatte seinen Beweis, daß die Nerven vom Zentralnervensystem abstammen, dadurch ergänzt, daß er Stücke seiner ersten Anlage, des Zentralnervensystems, also Teile des Medullarrohrs, herausschnitt, in einen Tropfen schnell erstarrender Froschlymphe übertrug und nun in diesem Medium direkt unter dem Mikroskop das Auswachsen von Nervenfortsätzen beobachten konnte. Hiermit war die Technik der Gewebskultur geschaffen.

Die Methode wurde verbessert, indem die Nährflüssigkeit (Blutplasma), wenn auch langsam, so doch dauernd erneuert wurde. Später gelang es Braus und Burrows, das Wachstum des embryonalen Herzens eines Frosches zehn Tage lang zu beobachten. Dadurch, daß Braus das Präparat kinematographisch photographierte, konnten die Bewegungen aufs genaueste studiert werden. Außerdem wurden während längerer Zeiträume alle zehn Minuten Aufnahmen gemacht, und wenn wir diese Aufnahmen jetzt in schneller Folge kinematographisch an uns vorüberziehen lassen, so sehen wir die Entwicklung des Herzens, die vielleicht zehn Tage gedauert, unmittelbar, in vielleicht zwei Minuten, vor uns ablaufen. Durch weitere Verbesserung der Methode, durch Erneuerung der Nährflüssigkeit und wiederholte Übertragung konnte Burrows in den letzten zwei Jahren einzelne Teile bezw. isolierte Muskelzellen vom Warmblüterherzen (Hühnerembryo) dreißig Tage lang in ihrer Entwicklung beobachten und Carrel konnte diese Zeit auf einhundertvier Tage verlängern.

Durch diese entwicklungsmechanischen Versuche ist die außerordentlich wichtige physiologische Frage nach der Ursache des rhythmischen Herzschlages, welche die besten Vertreter dieses Faches lebhaft beschäftigte, der Entscheidung näher gekommen: Die einen behaupten, daß die Herzmuskeln allein, auch ohne alle Nerven in normalem Rhythmus schlagen können (myogene Theorie), die anderen, daß gerade die Nerven die Ursache des Herzschlages seien (neurogene Theorie). Wahrscheinlich besteht aber nach den Burrowsschen Versuchen die erste, die sog. myogene Anschauung, zu Recht. Sie wird auch besonders durch Untersuchungen mit Hilfe einer anderen entwicklungsmechanischen Methode, der schon öfter erwähnten embryonalen Exstirpation, gestützt. Froschlarven behielten nämlich nach Herausnahme des Medullarrohres, wodurch sie sicher nervenlos gemacht wurden, ein normal schlagendes Herz (Hooker).

Auspflanzungen von Hautstücken und ihre Erhaltung in Gewebssaft hat im letzten Jahre Oppel wiederholt vorgenommen. Er konnte dabei genauer die schon früher von Roux beobachteten Bewegungen von Zellen verfolgen und bestätigen, daß bei Entwicklungsvorgängen gewiß aktive Bewegungen eine Rolle spielen und zwar gerade von Zellen, die man meist nur passiver Fortbewegung für fähig hielt. — Eine große Bedeutung haben gewiß die Untersuchungen Carrels, eines der geschicktesten Experimentatoren in der Biologie. Er zog im Verein mit Ingebrigtsen verschiedene Gewebstücke unter Zusatz gewisser Stoffe in Kultur auf und beobachtete in der umgebenden Nährflüssigkeit das Auftreten von sog. Antikörpern. Es sind das bekanntlich Stoffe, die z. B. nach bakteriellen Infektionen im Blut nachzuweisen sind, und deren Vorhandensein mit zum Wesen der sog. Immunität gehört. Welch außerordentlicher Grad von Selbständigkeit einzelner Organstücke! Die Gewebe können isoliert, unabhängig vom Ganzen, unabhängig von jedem Zusammenwirken mit anderen Gebilden, sich ihre Schutzstoffe selbst erzeugen!

Auch das Wachstum bösartiger Geschwulstzellen (von Krebsen) ist von Carrel und anderen schon unter dem Mikroskop in Kulturpräparaten verfolgt worden. Vorgänge der Regeneration, wie Vernarbung einer Hautwunde, ließen sich in ähnlicher Weise beobachten (Ruth).

Was uns die weitere Ausgestaltung der Methode der Isolation von Geweben und Körperzellen noch bringen wird, ist schwer vorauszusagen. Ob sie so fruchtbar sein wird wie der analoge Fortschritt, als es Robert Koch gelang, die Bakterien zu isolieren, in Nährflüssigkeiten zu züchten, von einer in die andere zu übertragen und so fort, wer will das ermessen?

Schwierigkeit von Explantationsmethoden.

Wievielerlei Fragen lassen sich noch stellen! Nur freilich denke man stets daran, daß all solche Versuche der Isolation, der Transplantation u. dgl. m. — leider — ebenso leicht auszudenken, wie schwierig auszuführen sind. Handelt es sich doch z. B. bei den Versuchen an Embryonen darum, aus vier bis sechs Millimeter großen Gebilden, von gallertartiger Konsistenz, bestimmte, noch nicht ein Millimeter große Teile mit feinsten Glasnadeln herauszupräparieren und dann weiter zu versorgen; die Gewebskulturen bei wochen- und monatelanger Behandlung vor den allgegenwärtigen Bakterien zu schützen!

Physiologisch-chemische Vorgänge an Ei und Embryo. Während wir bisher nur morphologische Untersuchungen erwähnt haben, die in Beziehung zum Determinationsproblem stehen, so sind doch auch eine Reihe physiologisch-chemischer Versuche angestellt worden, die für eine Erforschung der spezifischen Ursachen der Entwicklung insofern von Bedeutung werden können, als sie den sich hierbei abspielenden Prozessen nachgehen.

Stoff- und Energiewechsel während der Entwicklung.

Schon ziemlich alt sind Arbeiten über den Stoff- und Energiewechsel während der Entwicklung. Im Anfange des vorigen Jahrhunderts war die bemerkenswerte Tatsache entdeckt worden, daß das Hühnerei während der Bebrütung an Gewicht abnimmt; es scheint also irgendein Stoff bei der zur Entwicklung nötigen Arbeit verbraucht zu werden. Genauere Untersuchungen zeigten, daß an den Eiern chemische Veränderungen sich vollziehen, die mit denen bei der Atmung viel Gemeinsames haben. Es wird durch die Schale hindurch Sauerstoff aufgenommen, Kohlensäure und Wasser abgegeben; die Gewichtsmenge der abgegebenen Stoffe ist hierbei größer als die der aufgenommenen. Im wesentlichen verbrennt im Ei der Embryo das Fett des Dotters und lebt hiervon, bis er imstande ist, Nahrung von außen her aufzunehmen. — Mit Hilfe feinster kalorimetrischer Apparate konnten die Dänen Bohr und Hasselbalch dann noch genauer feststellen, daß in der ersten Zeit der Entwicklung eine geringe Wärmeabsorption stattfindet. Augenscheinlich wird hier die Energie äußerer Wärme in innere potentielle Energie umgesetzt, die dann in den synthetisch gebildeten, sehr komplizierten Stoffen aufgespeichert wird. Es ist dies ganz so, wie z. B. in chemischen Fabriken, wo zur Erzeugung gewisser Stoffe Energie in Form von Wärme zugeführt wird. — Während in der ersten Zeit der Entwicklung die Kohlensäure- wie Wärmeabgabe unregelmäßige Schwankungen zeigt, ist sie schon am neunten Tage der Bebrütung ganz gleichmäßig geworden; die Abgabe ist dann auf ein Gramm Embryo bezogen gerade so groß wie beim ausgekrochenen Hühnchen. Dies stimmt ausgezeichnet mit den morphologischen Beobachtungen überein, daß nur etwa neun Tage lang die wirkliche Differenzierung der Gewebe dauert; von da ab handelt es sich nur noch um ein Auswachsen, es besteht dann also in dieser Hinsicht kein prinzipieller Unterschied mehr zum jungen, wachsenden Tier.

Beobachtungen am Ei der Natter zeigten völlige Übereinstimmung mit den Erfahrungen am Hühnerei. —

Neubildungs- und Wachstumsarbeit.

Bei Tieren, bei denen die Entwicklung äußerlich in zwei ganz getrennte Etappen zerfällt, bei den Insekten, gelang es dem Budapester Physiologen Tangl genauer die Arbeit, die für die Neubildung nötig ist, von der, die nur das Wachstum verbraucht, zu trennen. Wenn sich nämlich die Puppe zum Schmetterling umbildet, fällt das Wachstum fort, da dieser Vorgang im wesentlichen nur in Rückbildung und wieder Neudifferenzierung besteht: ein Vergleich des gesamten Energiegehaltes einer Puppe mit dem des fertigen Tieres ergab also, wie groß die Neubildungsarbeit allein ist. Zieht man dagegen vom Energiegehalt des Eies den der gerade auskriechenden Larve ab, so erhält man als Differenz die Energie, die in Neubildungs- und Wachstumsarbeit zusammen

verbraucht wurde. Noch tiefer in die Chemie der Entwicklung ist man vor allem durch Arbeiten des Erlanger Physiologen Weinland eingedrungen. Wie viele Larven der Fleischfliege mußten zur Analyse dienen, um nur etwas an Erkenntnis zu gewinnen?

Reifungsvorgänge.

Ja, selbst zu einer Zeit, da das Ei zur eigentlichen Entwicklung noch nicht fähig war, ließ ihm der Chemiker keine Ruhe. Man studierte chemische Veränderungen, die das Ei erfährt, wenn es vom unreifen zum reifen wird. Daß hierbei bestimmte morphologische Prozesse durchlaufen wurden, erwähnten wir schon oben; wahrscheinlich sind aber auch gewisse Veränderungen der chemischen Konstitution nötig: der Wasser- und Fettgehalt nimmt bei der Reifung ab, der Gehalt an Phosphor und Eisen steigt gleichzeitig stark an. Dann ist ein Zustand der Ruhe erreicht, bis die Befruchtung erfolgt. Danach werden sogleich, noch vor jeder äußerlich erkennbaren Änderung, gleichsam alle Öfen geheizt, der Verbrauch an Sauerstoff steigt plötzlich auf das Sechsfache!

Ontogenese der Fermente.

Gibt es Faktoren, auf deren Einfluß wir all die chemischen Prozesse zurückführen können? In der Tat ließen sich beim Ei und beim Embryo eine Reihe von sog. Fermenten ermitteln. Es sind dies Stoffe, deren Vorhandensein, in augenscheinlich ganz minimaler Menge, genügt, damit sich chemische Vorgänge vollziehen, die von selbst gar nicht oder so langsam ablaufen würden, daß man sie kaum feststellen könnte. Solche Fermente spielen im Organismus aller Lebewesen nach der Entwicklungszeit eine außerordentlich wichtige Rolle, und so war ihr Vorhandensein in Ei und Keim auch zu vermuten. Aber keineswegs sind etwa alle Fermente hier schon nachzuweisen. Sie entstehen vielmehr in einer bestimmten Reihenfolge, so daß man geradezu von einer Ontogenese der verschiedenen Fermente sprechen kann. Wir begreifen danach leichter, warum sich gewisse Vorgänge auf diesem Stadium noch nicht, auf jenem dagegen in dieser oder jener Form abspielen; es sind eben gleichsam die Werkzeuge für die Fabrikation noch nicht, bzw. schon vorhanden. Worauf aber die Bildung dieser Werkzeuge beruht? was sie bedingt? in welchen Vorstufen sie vorhanden sind? ob an bestimmten Stellen des Keimes? Fragen und immer mehr der ungelösten Fragen.

Und wieder steht das Determinationsproblem vor uns.

II. Realisierende z. T. differenzierende Faktoren.

Nochmalige Fassung des Determinationsproblems.

Alles bisher Erwähnte, die ersten entwicklungsmechanischen Verletzungs- und Trennungsversuche an den Furchungszellen, die Regenerationen, Transplantationen und Isolationen embryonalen Gewebes, hatten wir im Rahmen des Determinationsproblems behandelt. Jedenfalls haben wir dabei die, schon einmal erwähnte, wichtige Erkenntnis gewonnen, daß die Hauptfrage des Problems keiner einheitlichen prinzipiellen Lösung fähig ist. Diese Frage war: Ist die außerordentliche Mannigfaltigkeit im Körper des erwachsenen Individuums schon als ebenso große, wenn auch zum Teil unsichtbar, im Keim vorhanden (Präformation), oder ist der Keim einfach, und besteht die Entwicklung wirklich in Neuschaffung vorher gar nicht angelegter Mannigfaltigkeit (Epigenese)? Nur der

mühevollsten Einzelarbeit, nicht weitgehenden theoretischen Spekulationen ist zurzeit ein Vordringen in das geheimnisvolle Dunkel der Ursachen der Entwicklung möglich.

Bedeutung äußerer Faktoren für epigenetische Vorstellungen und als Entwicklungsursachen: Vorbedingungen.

A. Äußere Faktoren. A priori lassen sich für beide Anschauungen, für die Lehren der Präformation wie der Epigenese, verschiedene Für und Wider anführen, deren Erörterung wir aber hier vermeiden wollen. Nur eins ist uns klar. Epigenetische Vorgänge, Neuschaffung von Mannigfaltigkeit aus Einfachem, sind für uns so viel eher zu begreifen, wenn wir äußere Kräfte sehen, die solche Arbeit leisten. Es wird uns klar, wie aus einem Eisenklumpen eine komplizierte Maschine werden kann, wenn wir die vielfältigen Manipulationen verfolgen, welche an ihm vorgenommen werden; wenn wir die Glut sehen, die ihn schmilzt, den Hammer, der ihn schweißt, die Drehbänke, die ihn formen usw.

Ort der verschiedenen Entwicklungsfaktoren.

Bisher sind aber durchaus keine äußeren Faktoren zu erkennen, die etwa die normale Gestaltung des Keimes bedingen. Je zahlreicher solche Untersuchungen sind, um so deutlicher wird dieses: die Rouxsche Trennung der Bildungsursachen in die wirklich gestaltenden, determinierenden Faktoren und in die relativ gleichgültigen Vorbedingungen, fällt, was ihren Sitz anlangt, zum Teil zusammen mit der Unterscheidung in innere und äußere Kräfte. Im wesentlichen sind die wirklich die Gestaltung bestimmenden Ursachen, wie wir schon oben angaben, ausschließlich innere, sie sind im befruchteten Ei selbst gelegen; dagegen Kräfte, die außerhalb seiner lokalisiert sind, sind z.T. nötig, damit die determinierenden Faktoren die Möglichkeit haben, in Erscheinung zu treten, und sie stellen somit die Vorbedingungen oder realisierende Faktoren dar, aber die Art des typischen Geschehens bedingen sie nicht. Allerdings können sie dies stören und so Abweichungen von der Norm hervorbringen, sie stellen also insofern auch differenzierende Faktoren dar. — Sind nun aber auch alle determinierenden Faktoren innere, so sind nicht etwa alle realisierenden und differenzierenden Faktoren außen gelegen; im Gegenteil, mit die wichtigsten sind ebenfalls im Keim zu suchen. Darum sagten wir eben auch, daß die Unterscheidung dieser beiden Arten von Faktoren nur zum Teil mit der Unterscheidung in äußere und innere Kräfte zusammenfällt. —

Daß zunächst die äußeren Faktoren keine spezifischen Ursachen, keine determinierenden Faktoren sind, wird uns klar werden, wenn wir uns Versuche ansehen, die den Einfluß der verschiedenen von außen wirkenden Energiearten auf die Entwicklung zeigen. Natürlich können wir auch hier aus der großen Zahl von Erfahrungen nur einige wenige auswählen.

Schwerkraft.

Die ersten Bemühungen galten der allgemeinsten Energie, unter der wir Erdenkinder in jedem Augenblick stehen, der Schwerkraft. Schon oben haben wir gehört, daß mit zu den ersten entwicklungsmechanischen Fragen die gehört: Wodurch werden die Hauptrichtungen des Embryos, z. B. beim Frosch, bestimmt? Der vor drei Jahren verstorbene Physiologe Pflüger, wohl der letzte Vertreter seines Faches, der das ganze Gebiet seiner Wissenschaft zu umfassen vermochte, hatte gleichzeitig mit Roux Versuche über die gestaltende Wirkung

der Schwerkraft angestellt. Gewisse Beobachtungen ließen nämlich eine solche vermuten: Die Furchungsachse fiel im allgemeinen mit der Eiachse zusammen, und diese stellt sich senkrecht zur Unterlage, also in die Richtung der Schwerkraft. Die erste Furchungsachse ist aber von fundamentaler Bedeutung insofern, als die spätere Mittelebene in der Norm durch diese Achse mitbestimmt ist. Wurden nun die Eier in einer Zwangslage fixiert, so daß sie sich nicht mehr frei in ihrer Gallerthülle drehen konnten, stand also die Eiachse schief, so stellte sich die Furchungsachse doch wieder senkrecht ein. Pflüger schloß daraus, daß die Schwerkraft die Mittelebene des Embryos und damit auch die Stelle, wo sich das Zentralnervensystem anlegte, bestimmte. Ja, Pflüger ging noch weiter und meinte, daß er hier nur einen speziellen Fall entdeckt habe, und daß „die Schwerkraft die gesamte Organisation beherrsche", und daß also allein äußere Faktoren bestimmten, was aus einem Ei werde, so daß es keine Vererbung gäbe. Versuche Roux' und anderer zeigten aber, daß dies nicht richtig und die Schwerkraft keineswegs nötig sei. Froscheier wurden in ein halb mit Wasser gefülltes Probiergläschen gebracht, und dies dann durch eine Maschine rotiert, so daß die Eier also jeden Augenblick anders zur Schwerkraft orientiert waren, — trotzdem entwickelten sich ganz normale Eier. Da diese Eier zugleich auch gegen alle anderen äußeren etwa gestaltend wirkenden Kräfte fortwährend ihre Richtung änderten, so folgerte Roux, daß auch diese nicht zu den typischen Gestaltungen nötig sind, sondern daß im Gegenteil alle die typische Gestaltung bestimmenden Faktoren, die determinierenden, im Ei selber liegen. Damit war die von Pflüger kurz vorher abgesetzte „Vererbungssubstanz" des Eies wieder rehabilitiert. So konnte denn Weismann wenige Jahre später seine detaillierte Vererbungstheorie aufstellen, und viele andere durften ihm folgen; das wäre sinnlos gewesen, hätte Pflüger mit seiner Anschauung recht gehabt. — Was für das Froschei erwiesen war, ließ sich auch bei den Eiern anderer Tiere feststellen, nirgends ließ sich die Schwerkraft als ein absolutes Erfordernis für die Entwicklung erkennen. Und denken wir an die Säugetiere, insbesondere an den Menschen, so ist es ja deutlich, daß das Ei und der Embryo im Mutterleibe alle möglichen und bei verschiedener Körperhaltung stets wechselnde Stellungen annimmt, von einem richtenden Einfluß der Schwerkraft also keine Rede sein kann.

Temperatur.

Zahlreiche Untersuchungen sind der Bedeutung der Temperatur für die Entwicklung gewidmet. Es ist klar, daß sie bei keinem Lebewesen unter einen zu tiefen Grad heruntersinken und eine zu große Höhe übersteigen darf, wenn sie nicht das Leben sistieren, bzw. vernichten soll. Innerhalb gewisser Grenzen zeigen die verschiedenen Arten ein verschiedenes Optimum, unterhalb wie oberhalb davon sich die Entwicklung entweder verlangsamt oder beschleunigt. Man kann gleichzeitig z. B. befruchtete Froscheier ganz verschieden schnell aufziehen, die einen, bei 15° gehalten, haben nach einem Tage schon einen Urdarm u. dgl., die anderen, bei einer Temperatur von 5° aufgezogen, sind noch mit den anfänglichen Teilungen beschäftigt. — Natürlich war es von Bedeutung, die genaue Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Entwicklung von

der Temperatur festzustellen. So fand man, daß die Entwicklungszeit für annähernd 10° Erhöhung der Temperatur um die Hälfte abnimmt, d. h. also, daß die Geschwindigkeit auf das Doppelte steigt (Peters und andere). Es ist das ein Verhältnis, wie man es bei rein chemischen Prozessen im Gegensatz zu vielen physikalischen antrifft. — Wie schon oben erwähnt, können einzelne äußere Faktoren, wenn sie in abnormem Verhältnisse auf das Ei einwirken, Mißbildungen veranlassen. Dies ist von besonderem Interesse, da dann der äußere Faktor direkt einen gestaltenden Einfluß darstellt. So konnten durch Erhöhung der Temperatur über das Optimum die seltsamsten Gebilde entstehen. Z. B. erzeugte Driesch durch Erhöhung der Temperatur des Wassers, in dem sich Seeigel entwickelten, Larven, deren Darm sich nicht, wie in der Norm, im Innern des Tieres anlegte, sondern sich vielmehr nach außen vorstülpte.

In der Natur ist im allgemeinen dafür gesorgt, daß Derartiges nicht vorkommt. Bei den Warmblütern sorgt die tragende oder brütende Mutter für eine konstante Temperatur. Und für die niederen Tiere bedingt gerade die eben erwähnte Beziehung von Entwicklungsgeschwindigkeit und Temperatur, daß gerade in den gefährdeten Anfangsstadien keine zu große Erhitzung vorkommt. Denn wird z. B. das Wasser eines Grabens wärmer, so geht die Entwicklung der darin abgelegten Eier schneller vor sich, und ehe noch zu hohe Wärmegrade erreicht sind, sind die Embryonen sozusagen schon aus dem Gröbsten heraus.

Andere Energiearten.

Alle anderen Energiearten: mechanische (Berührung, Erschütterung), Licht, Magnetismus, Elektrizität u. a. sind in ihrem Einfluß auf die Entwicklung untersucht worden. Stets das gleiche Resultat: sie üben entweder gar keine Wirkung aus oder können Mißbildungen veranlassen; für die normale Entwicklung sind sie selbst als realisierender Faktor, wie es z. B. die Wärme war, nicht nötig.

Radium.

Daß äußere Faktoren leicht Abnormitäten hervorrufen können, zeigte übrigens sehr schön die erst jüngst entdeckte Energie: die Strahlungen des Radiums. Der früh verstorbene Schaper hatte zuerst seine Wirkungen auf sich entwickelnde Organismen verfolgt, in der allerletzten Zeit haben Untersuchungen O. Hertwigs wiederum die Aufmerksamkeit darauf gelenkt. Er erzielte ganz merkwürdige Entwicklungsstörungen beim Seeigel, besonders im Gebiete des Zentralnervensystems. — Es ist leicht möglich, daß man bei der auswählenden Wirkung, welche diese Strahlen auf die verschiedenen Gewebe haben, ganz bestimmte Teile zerstören kann, besser als dies durch andere, gröbere Verfahren möglich ist. Denke man doch, wie roh alle Exstirpationsverfahren sind, die auf mechanischer Zerstörung bestimmter Gewebe beruhen!

Chemische Energie.

Auch die chemische Energie, die einzige, die wir bisher nicht erwähnt, hat, wenn sie als äußeres Agens wirkt, im Prinzip nichts vor den anderen Energiearten voraus. Es ist mit ganz vereinzelten Ausnahmen nicht möglich, sie als Ursache für bestimmte Gestaltungen anzusehen. Das aber allein würde sie ja zu einem determinierenden Faktor machen können, der uns verständlicher machte, warum gerade an diesem Ort, zu dieser Zeit, in dieser Form das oder jenes geschieht. — Natürlich wird hierdurch die Erkenntnis gar nicht berührt,

daß bei allen Bildungsprozessen im Ei, wie wir ja schon gesehen, chemische Vorgänge beteiligt sind, und daß auch das äußere Medium eine gewisse, in ziemlich weiten Grenzen variierbare, chemische Zusammensetzung haben muß: So ist das Wasser, ein bestimmter Feuchtigkeitsgrad, für alle Entwicklungen nötig; ein gewisser Salzgehalt ist meistens auch erforderlich. Insofern stellen bestimmte chemische Verhältnisse, ebenso, wie wir oben von der Wärme hörten, notwendige Vorbedingungen, realisierende Faktoren, dar.

So spielt z. B. für die Entwicklung aller Meertiere das Kochsalz eine bedeutende, nicht leicht ersetzbare Rolle. Die verschiedenen anderen im Meerwasser vorkommenden Salze, deren Menge sehr gering ist, dürfen z. B. nicht an seine Stelle treten.

Das Kalium ist in einer dem Natrium entsprechenden Menge stark giftig. Ferner kann das Überhandnehmen eines einzelnen Salzes Mißbildungen erzeugen. So bringt z. B. Lithium, das in vielen heilkräftigen Brunnen eine Rolle spielt, bei Seeigeln ähnliche Formen hervor, wie wir sie bei zu großer Wärme entstehen sahen: der Darm wird nach außen vorgestülpt. Andererseits kann durch völligen Mangel eines in der Norm stets vorhandenen Bestandteiles des Meerwassers, z.B. durch Fehlen des Kalks, der normale Zusammenhang zwischen den einzelnen Furchungszellen nach den ersten Teilungen gelockert werden; sie fallen auseinander (Herbst). Aus den so isolierten Zellen entwickeln sich, wenn sie rechtzeitig in normales Wasser übertragen werden, verkleinerte reguläre Seeigel. Diesen Befund haben wir ja schon oben erwähnt, als wir davon sprachen, wie verschieden bei den besonderen Tierarten das Vermögen der einzelnen Eiteile ist, Ganz- oder Teilbildungen hervorzubringen.

Auch bei Warmblütern hat man bereits versucht, die Wirkung verschiedener Salze auf die Entwicklung festzustellen. Man öffnete an Hühnereiern die Schale und fand, daß eine Kochsalzlösung allein, in der alle anderen Salze fehlen, sehr schnell tödlich ist. Wird Chlorcalcium hinzugefügt, so schreitet die Entwicklung sehr langsam vorwärts, kommt aber jetzt auch noch Chlorkalium hinzu, so verläuft sie normal. Die Art und Menge der Salze ist dann annähernd die gleiche wie im Blut des Embryo, bzw. in der Flüssigkeit des Dotters, die normalerweise den Embryo umgibt.

Künstliche Befruchtung und künstliche Parthenogenese.

Die interessantesten Untersuchungen über chemische Beeinflussungen der Entwicklung, die uns wohl etwas tiefer in das Mysterium gerade ihres Beginns einführen, haben wir uns bis jetzt aufgespart. Es galt als ausgemacht, daß bei der Mehrzahl der Tiere für die Entwicklung des Eies Befruchtung mit einer männlichen Zelle vorangehen müsse. Und zwar kommt der Befruchtung eine doppelte Bedeutung zu; einmal die Übertragung der väterlichen Eigenschaften, zweitens aber die Auslösung der Entwicklung. — Vor einigen Jahren ist es dem deutschen, jetzt in Amerika lebenden Physiologen J. Loeb gelungen, die beiden Leistungen der Befruchtung zu trennen und künstlich durch rein chemische, außerordentlich einfache Mittel Eier zur Entwicklung zu bringen. Vorläufer waren hier die schon oft genannnten Gebrüder Hertwig, die z. B. den Einfluß von Giften auf den Befruchtungsvorgang verfolgt haben. Ferner hatte

Winkler festgestellt, daß das Leben der Spermatozoen selbst nicht nötig ist, um die Befruchtung zu veranlassen, sondern daß es auf die darin enthaltenen chemischen Bestandteile ankommt. Wurde nämlich ein Extrakt aus Samen von Seeigeln bereitet, so konnte man hiermit Seeigeleier zur Teilung veranlassen. Aber es bedarf gar nicht der komplizierten chemischen, organischen Stoffe des natürlichen Samens. J. Loeb gelang eine völlig künstliche Anregung der Entwicklung, die sog. künstliche Parthenogenese, oft — weniger korrekt — als künstliche Befruchtung bezeichnet.

Mit dieser Entdeckung schien der alte Streit: Ist Vater oder Mutter wichtiger? sehr zugunsten der Mutter verschoben. Wie einfach ist es, zunächst freilich nur bei Seeigeln, die väterliche Fortpflanzung völlig zu ersetzen! Wurden nämlich Eier für kurze Zeit in Meerwasser, das etwas Fettsäure enthielt, gelegt, dann in gewöhnliches Seewasser, dem noch etwas Salz zugesetzt war, überführt, und schließlich wieder in normales Seewasser zurückgebracht, so trat nach einigen Umbildungen, wie sie auch bei der regulären Befruchtung zu beobachten sind — nach Entstehung einer sog. Befruchtungsmembran — die erste Teilung ein. Daran schloß sich dann die normale Entwicklung.

Verweilen wir für einen Augenblick bei diesem Beispiel, das uns gut den analytischen Weg zeigen kann, den man schrittweise gehen muß, um zu so schönen Resultaten zu gelangen. Als Loeb die Eier zuerst in etwas sauer gemachtes Wasser gelegt und dann direkt in normales Seewasser zurückgeführt hatte, sah er auch eine Befruchtungsmembran sich ausbilden und die Furchungen anfangen, und er glaubte schon sein Ziel erreicht zu haben. Aber nach wenigen Teilungen hörte die Entwicklung auf, ja kurz nachher starben die Eier ab (sog. Cytolyse). — Loeb schloß daraus: Die Säuren müssen nicht nur ein erregendes, sondern auch ein schädigendes Agens für das Ei enthalten. Zu einer wirklichen Entwicklung wird es nur kommen, wenn die Schädigung irgendwie paralysiert wird. Und ein solches Heilmittel fand Loeb im Zusatz von Salz, das etwas wasserentziehend auf das Ei wirkt. Noch mit Hilfe einer anderen Substanz gelang es, den schädigenden Einfluß der Säuren zu beseitigen, nämlich durch eins der stärksten Gifte, die Blausäure. Hierdurch werden alle Oxydationen, von denen wir ja schon früher gehört haben, daß sie beim Entwicklungsbeginn außerordentlich zunehmen, gehemmt, das Ei gewissermaßen zu einer künstlichen Ruhe gezwungen, während deren es Kräfte sammeln kann, um dann die — augenscheinlich recht anstrengende — Teilungsarbeit zu leisten.

Noch eine ganze Reihe verschiedener Stoffe sind außer den Säuren bekannt geworden, die eine Entwicklungserregung bedingen können. Andererseits ist nicht jede Säure in gleicher Weise dazu imstande, sondern am besten eignen sich die organischen Fettsäuren. Das liegt nämlich daran, daß die erregende Säure oder jedes andere entwicklungserregende Agens nicht nur vorhanden sein muß, sondern sie muß auch, wie Loeb sagte, mittelst eines Vehikels durch die äußerste Schicht der Zelle hindurch, wirklich in die Zelle hinein, gebracht werden. Da diese äußere Schicht, oft Zellmembran genannt, aus fettähnlichen Substanzen

besteht, so werden fettlösliche, sog. lipoide Stoffe besonders geeignet sein, sie zu durchdringen. Es sind solche entwicklungserregende Substanzen im Blute verschiedener Tiere gefunden worden. Normales Menschenblut dagegen vermag keine Entwicklung bei Seeigeln auszulösen, wohl aber Blut von bestimmten Kranken, z. B. von syphilitisch Infizierten. Im Blute von Syphilitikern müssen also irgendwelche, augenscheinlich fettlösende Stoffe vorkommen, die dem gesunden Menschen fehlen. — Man sieht, wie hier unser Gebiet, das scheinbar nur theoretisches Interesse hat, Fragen der praktischen Medizin berührt. — Seit der Loebschen Entdeckung ist auch die sog. künstliche Befruchtung — besser Entwicklungserregung genannt — bei anderen Tierarten versucht worden. Sie ist zuletzt sogar bei Wirbeltieren, beim Frosch, gelungen. Womöglich ist hier der Mann durch noch einfachere Mittel wie beim Seeigel zu ersetzen. Bataillon und Brachet brachten unbefruchtete Eier durch Einschnitte in die Eirinde zur Entwicklung und konnten so normale Frösche aufziehen.

Hier mag noch ein Versuch als Gegenstück zu den letztgenannten Experimenten angeführt werden. Es gelingt nämlich, Eibruchstücke, denen der wesentliche Teil, der Kern, fehlt, mittelst Befruchtung mit einem regulären Spermatozoon zur Entwicklung zu bringen. Nach all unseren sonstigen Kenntnissen von der Bedeutung des Kerns haben wir ein Recht, zu schließen, daß hier das Ei nur als Material dient, und daß es allein durch den männlichen Samen wieder lebens- und entwicklungsfähig geworden.

Äußere Faktoren zur Auslösung.

Übersehen wir alle erwähnten Wirkungen äußerer Faktoren auf die Entwicklung, so finden wir unsere obige Ansicht bestätigt, daß kein solcher auch nur irgendeinen spezifischen Entwicklungsvorgang verständlich machen kann. Sämtliche Erscheinungen zeigen vielmehr, daß die äußeren Umstände für die normale Entwicklung z. T. nötige Bedingungen, z. T. Auslösungen sind, damit überhaupt etwas geschieht, daß sie aber keineswegs die Art des Geschehens bestimmen. Sie spielen in der Norm dieselbe Rolle für die Entwicklung, wie z. B. für den Guß einer Glocke das Streichholz, das die Glut zum Schmelzen des Metalls entzündet, oder die Öffnung des Ventils, daraus der Metallfluß in die Form einströmen kann. Die wirklich determinierenden Faktoren dafür, daß eine Glocke von bestimmtem Klange entsteht, sind die Art der Metallmischung und die Gußform.

Sofern die äußeren Faktoren bei Entwicklungsvorgängen nur auslösend sind, kann man sie in Analogie zu anderen biologischen Erfahrungen als Reize bezeichnen. So reizt uns ein elektrischer Strom: läßt uns ein Brennen der Haut, ein Geräusch im Ohr, ein Aufleuchten im Auge wahrnehmen, je nachdem, welches Organ von ihm getroffen wird. Die diesen verschiedenen Empfindungen entsprechenden Vorgänge sind also bei demselben Reiz ganz verschieden und ihre Art nicht vom Reiz selbst bestimmt. Eine ganze Reihe Forscher, an ihrer Spitze der Heidelberger Zoologe Herbst, haben den Begriff des Reizes auf unserem Gebiet etwas erweitert und verstehen unter Reizen auch noch solche Vorgänge, die doch in gewisser Hinsicht die Qualität des folgenden Prozesses mit-

bestimmen, und sprechen im besonderen von „formativen Reizen". Z. B. wäre ein solcher der Stich einer Gallwespe in ein Eichenblatt; er löst die Bildung der sog. Galle aus, aber daß eine gerade so und nicht anders gebaute Bildung entsteht, dafür ist nicht nur das Blatt, sondern auch der bestimmte von der Wespe gelieferte Stoff verantwortlich. Eine Reihe von derartigen Reizen ist auch schon bei tierischen Bildungen entdeckt worden. Sofern aber solche „Reize" von außen kommen, dürfen wir an unserer wichtigen Erkenntnis festhalten, daß sie keine wesentliche Rolle bei der Entwicklung spielen.

Möglichkeit epigenetischer Vorstellungen trotz Fehlens äußerer determinierender Faktoren.

B. Innere Faktoren. (Innere formative Reize.) Wir waren auf die Bedeutung der äußeren Faktoren gekommen, als wir sagten: Die Epigenese, Neuschaffung von Mannigfaltigkeit aus einem relativ einfachen, ungeformten Gebilde wäre uns viel begreiflicher, wenn wir äußere gestaltende Kräfte wirken sähen. Wir mußten aber erkennen, daß von diesen bei der normalen Entwicklung leider nichts zu entdecken ist.

Indessen sei hier nochmals darauf hingewiesen, daß diese negative Erkenntnis nicht etwa dazu berechtigt, epigenetische Elemente abzulehnen, d. h., es läßt sich auch die Neuschaffung von Mannigfaltigkeit aus einem relativ einfachen Gebilde unter bestimmten Umständen denken. Denn dreierlei ist zu beachten.

Einmal bestehen in einem gleichmäßigen Gebilde in seinen verschiedenen Teilen verschiedene Eigenschaften, allein durch die Tatsache, daß kein Gegenstand ein isoliertes Ding für sich ist; anders ausgedrückt heißt das: äußere Faktoren haben selbst bei völliger Konstanz einfach durch ihr Vorhandensein einen Einfluß. So entstehen in den an der Oberfläche gelegenen Teilen eines Eies z. B. dadurch, daß sie nur nach der einen Seite mit Eiteilchen, nach der anderen aber mit Luft oder Flüssigkeit in Berührung sind, andere Kräfte, als in den mehr nach innen gelegenen Teilen (andere Oberflächenspannung; andere elektrische Zustände u. dgl.).

Ferner werden — das haben besonders Spencer und O. Hertwig betont — derartige Verschiedenheiten schon durch die Teilung (Furchung) bedeutend gesteigert. Teilchen an den Grenzflächen haben andere Eigenschaften als die an anderen Stellen gelegenen. Wenn an einzelnen Orten die Teilungen schneller als an anderen erfolgen, wenn sie verschiedene Richtungen haben, nicht ganz gleichmäßig sind, können Spannungen, Druck u. dgl. entstehen. Wir haben also die Produktion neuer Eigenschaften aus gleichartigem Material.

Nun aber das Dritte und Wichtigste. Denken wir uns keine völlige Gleichartigkeit, sondern eine kleine beschränkte Zahl von Verschiedenartigkeiten im ursprünglichen Material, so können dadurch, daß sie gerade infolge der Teilung nicht gleichmäßig auf jedes Teilchen wirken können, weitere und zwar außerordentlich viele Differenzen entstehen. —

Nachdem einmal im Prinzip festgestellt ist, daß Faktoren wie mechanische, thermische, chemische u. dgl. überhaupt einen Einfluß ausüben, einen Reiz bei der Entwicklung darstellen können — womit die Tatsache nichts zu tun hat, daß es in der Norm keine Rolle spielt —, seitdem ist die Vorstellung berechtigt, daß dies auch der Fall sein wird, wenn solche Faktoren im Innern des Keims

entstehen. Für den einzelnen Eiteil wird es gleichgültig sein, ob ein bestimmter Faktor ganz von außen oder von einem benachbarten Teilchen ausgeht. Er wird wohl kaum unterscheiden können, ob sein Nachbar von sich aus stärker drückt, oder ob er von anderen Teilen bzw. von außen stärker gedrückt wird. Hat sich also auf Grund irgendwelcher Momente eine neue Gestaltung ausgebildet, so ist hierdurch allein wieder eine Veränderung der bisherigen Verhältnisse gegeben, neue Momente entstehen und üben wieder ihren differenzierenden Einfluß aus. Man sieht, daß die Bedeutung dieser im Innern entstehenden Faktoren (innere formative Reize) außerordentlich groß sein wird, viel erheblicher als die der von außen herangebrachten Energieänderungen.

Wir haben oben mit Roux jede Ausbildung eines Teilchens, die in Abhängigkeit von irgendwelchen außerhalb gelegenen Faktoren vor sich geht, abhängige Differenzierung genannt. Man lernt also jetzt die Gründe für unsere obige Behauptung kennen, daß diese Art der Entwicklung neben der Selbstdifferenzierung eine große Rolle spielt.

Wie bedeutsam sie ist, mag aus Erfahrungen hervorgehen, die bei der Entwicklung und Ausgestaltung der Organe noch hinter der embryonalen Zeit gewonnen sind.

Ausgestaltung, veranlaßt durch innere Sekrete. Sehr lange bekannt ist die Tatsache, daß gleichzeitig mit der Ausbildung der Keimdrüsen zu wirklich funktionierenden Organen, die bei den verschiedenen Tierarten verschieden spät nach dem Fötalleben erfolgt, sich Änderungen in so und so vielen Körperteilen einstellen. Denken wir nur an den Menschen, so wissen wir, daß um die Zeit der Pubertät bei Mann wie Frau erhebliche Umgestaltungen einsetzen: bei beiden entwickelt sich der Haarwuchs an vorher unbehaarten Stellen, beim Mann beginnt der Kehlkopf besonders zu wachsen, die Muskulatur wird straff, das Fettpolster tritt zurück, — beim Weib erfährt gerade dies an bestimmten Stellen eine Vermehrung, und bedingt die charakteristische Ausbildung der weiblichen Formen, die Knochen des Beckens wachsen in besonderer Weise u. dgl. m. Ferner deutet das verschieden psychische Verhalten der beiden Geschlechter auf Differenzen in dem Ausbau des Gehirns hin. — Beim Tier sind die Unterschiede der sog. sekundären Geschlechtsmerkmale womöglich noch größer; bekannt sind die Differenzen in der Ausbildung des Gehörns, der Mähne, des Federkleides, der Stimme usw.

Keimdrüsen.

Durch die Beobachtung des in der Natur Vorkommenden allein wäre aber auch hier niemals ein kausaler Zusammenhang zwischen Keimdrüsen und sonstigen Körperfunktionen zu erschließen, denn es könnte sich ja sehr gut um ein gleichzeitiges, koordiniertes Wachstum handeln, und der ganze Komplex von einem dritten, gemeinsamen Faktor verursacht sein. Auch abnorme Fälle, in denen die Ausbildung der Geschlechtsdrüsen nicht eintrat, und der ganze Körper den kindlichen Habitus behielt, oder Mißbildungen, die bei Tieren gefunden wurden, wo die eine Körperhälfte Hoden enthielt und männlichen Typus, die andere aber Eierstock und weiblichen Typus zeigte, würden keine sichere Entscheidung herbeiführen. Allein das Experiment brachte Aufschluß. Freilich

ist dies schon sehr früh aus rein praktischen Erwägungen und keineswegs zur Prüfung dieses wissenschaftlichen Problems angestellt worden. Man ahnte den Zusammenhang und entfernte die Geschlechtsdrüsen, wenn aus irgendwelchen Gründen gerade die Ausbildung der typischen Geschlechtsmerkmale, wozu im besonderen das charakteristische Verhalten des männlichen Individuums gehörte, verhindert werden sollte: Kastration von Menschen, Hengsten, Stieren, Hähnen und die charakteristische Entstehung von Formen wie Eunuchen, Wallache, Ochsen, Kapaunen. Aus all solchen Eingriffen ergab sich der eindeutige Zusammenhang: die reife Keimdrüse ist ein verursachender Faktor für eine ganze Reihe Gestaltungen.

Daran schloß sich aber als weitere Frage, wodurch wird dieser Zusammenhang vermittelt. Der historischen Gerechtigkeit wegen sei erwähnt, daß dieses Problem schon in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts von dem Göttinger Professor Berthold behandelt wurde. — Als das Nächstliegende nahm man an, daß das Nervensystem die vermittelnde Rolle übernimmt, aber schon Berthold zeigte, daß dies unwahrscheinlich wäre. Er überpflanzte Hoden von Hähnen in andere kastrierte Hähne, und erhielt diesen dadurch völlig ihren männlichen Charakter, er schloß darum: daß der „fragliche Consensus", wie er es nannte, zwischen Geschlechtsdrüsen und all den anderen, den spezifisch männlichen Typus darstellenden Funktionen durch das Blut hergestellt wird.

Lange Zeit geriet diese Erkenntnis in Vergessenheit, bis sie vor etwa zwei Dezennien gleichzeitig mit der Beantwortung einer weiteren, sich daran anschließenden Frage wieder zur Geltung kam. Diese Frage war: ist wirklich die gesamte lebende Keimdrüse für Entstehung bzw. Erhaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale nötig, oder sind es nur besondere Bestandteile der Drüse, die letzten Endes verantwortlich sind?

Es erregte außerordentliches Aufsehen, als der französische Physiologe Brown-Séquard Versuche beschrieb, die er an sich selbst vorgenommen: er habe sich nämlich als 72jähriger Greis mehrfach Extrakt aus Tierhoden injiziert und danach eine außerordentliche Verjüngung erfahren. Für das männliche Geschlecht haben diese Versuche bisher kaum praktische Bedeutung gewonnen. Dafür haben aber ähnliche Versuche der Frau Nutzen gebracht. Manchmal in jungen Jahren nach Operationen, sonst fast regelmäßig in den sog. Wechseljahren, macht sich der Funktionsmangel der weiblichen Keimdrüse geltend. Hier hat nun ihr Ersatz durch Eingabe von Präparaten und Extrakten aus Tierovarien ziemliche Bedeutung erlangt.

Das Wesentliche der ersten Versuche Brown-Séquards war aber jedenfalls, daß hierdurch die Lehre von der inneren Sekretion begründet war. Sie sagt also aus: es gibt Stoffe, die in den Keimdrüsen entstehen und die normalerweise hieraus durch das Blut zu anderen entfernten Körperteilen geführt werden, um dort einen bestimmten Einfluß auszuüben. In den letzten Jahren ist es gelungen, nicht nur die — sozusagen — negative Seite dieses Problems zu beantworten, d. h. daß bei Mangel der Geschlechtsdrüsen die Ausbildung der

charakteristischen sekundären Geschlechtsmerkmale unterbleibt bzw. daß diese sich zurückbilden, sondern auch die positive Seite zu beantworten. Es lassen sich nämlich nach den Versuchen Steinachs männliche Tiere (Ratten und Meerschweinchen) nach Exstirpation der Hoden und nach Einpflanzung von Ovarien in Tiere von ausgesprochenem weiblichen Typus umwandeln: sie bekommen ein grazileres Skelett, reichlicheres Fettpolster, weibliche Brustdrüsen und eine charakteristische Umstimmung der Psyche. — Die Frage: hat das weibliche Individuum Ovarien, oder macht der Besitz von Ovarien zu einem Weibe, scheint danach für diese Tiere im Sinne der zweiten Alternative gelöst.

Schon auf die Befunde Brown-Séquards sind eine ganze Reihe von Entdeckungen gefolgt, die lehren, daß keineswegs die Keimdrüsen die einzigen Organe des Körpers sind, die solche „inneren Sekrete" abgeben. Besonders sind hier die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang, Organe, von denen man früher nicht wußte, welche Aufgabe ihnen zukommt, zu ihrem Recht gekommen.

Schilddrüse.

Von der Schilddrüse, dem mächtigen Organ, dessen großer Blutreichtum schon auf eine große Bedeutung hinwies, kannte man nicht viel mehr, als daß sie bei pathologischen Vergrößerungen — als Kropf bekannt — Anlaß zu allerlei Störungen geben kann. Die großen Fortschritte der Chirurgie ließen den berühmten Schweizer Arzt Kocher daran denken, solche Übel durch die Entfernung der ganzen Drüse zu heilen. — Aber der Teufel war durch Beelzebub vertrieben. — Die Kranken waren von ihrem Kropf befreit, gingen aber an den sich allmählich entwickelnden Folgeerscheinungen zugrunde, der sog. Kachexia strumipriva. Das Krankheitsbild erinnerte in mehrfacher Hinsicht an den sog. Kretinismus, eine namentlich in Alpenländern ziemlich häufige Erscheinung. In diesem Falle war die Schilddrüse zwar vorhanden, aber entartet. Beim Kretin ist, was uns ja hier interessiert, das Zurückbleiben in der normalen Ausgestaltung zu erkennen: Störungen des Längenwachstums, der Ausbildung des Gehirns, verschiedener Drüsen usw. Beim Anblick der beiden Krankheitsbilder lag der Gedanke nahe, daß der Mangel an Stoffen, die von der Schilddrüse normalerweise erzeugt und durch das Blut verteilt werden, die Krankheitserscheinungen in beiden Fällen verursachte. Der weitere Schritt zu ihrer Heilung war dann gegeben: die Darreichung von Schilddrüsen in Substanz bzw. von Extrakten daraus. Diese Therapie war auch in vielen Fällen von einem gewissen Erfolg begleitet. Aber es ist natürlich klar, daß sie nicht die dauernde Zirkulation wirksamer Stoffe, wie sie in der Norm gewährleistet wird, voll ersetzen kann. Man hat darum versucht, bei Kretins lebende Drüsen einzusetzen. Dem Chirurgen Payr ist es gelungen, wenigstens für mehrere Monate einem kretinistischen Kinde erhebliche Besserung zu bringen; er setzte ihm nämlich ein Stück der Schilddrüse, die er der Mutter des Kindes entnommen, in die Milz ein.

Es ist wohl nur eine Frage der Technik, daß man hier weiter gelangt. Worauf es bei solchen Überpflanzungen ankommt, ist schon vor mehreren Jahrzehnten von Roux gesagt worden: man muß das Organ unter die normalen Bedingungen bringen, deren wichtigste ist, unter normale Ernährungs-, d. h.

Zirkulationsverhältnisse. Ferner ist bei manchen Organen auch die Gelegenheit, zu funktionieren oder wenigstens von funktionellen Reizen erregt zu werden, unerläßlich. Eine Transplantation in großem Stile mit längerer bzw. dauernder Erhaltung des Transplantates würde also erst nach Beherrschung der Überpflanzung von Blutgefäßen möglich sein, damit man das überpflanzte Organ sofort mit seinen Gefäßen an die des Wirtes anschließen kann. Seitdem dies wirklich gelungen, ist man in den letzten fünf Jahren erstaunlich weit gekommen. Der schon genannte amerikanische Forscher Carrel nahm einer Dogge beide Nieren heraus, ein Eingriff, wonach gewöhnlich ein Tier innerhalb eines Tages zugrunde geht, und setzte an Stelle der einen Niere die Niere eines Foxterriers: die Dogge sezernierte dann mit dieser fremden Niere 18 Tage normalen Urin, worauf sie allerdings — die Gründe hierfür waren nicht ganz klar — starb. Und auch beim Menschen ist wohl noch Außerordentliches zu erwarten, seitdem schon vor Jahren der Jenenser Chirurg Lexer zwei Kranke zeigen konnte, die mit eingesetzten, fremden, durch Amputation gewonnenen Kniegelenken herumgingen.

Hypophyse.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Bedeutung der inneren Sekrete für morphologische Fragen zurück, so sei hier noch an ein Organ erinnert, dessen Leistung vor wenigen Jahren ganz unbekannt war, an die Hypophyse, den sog. Hirnanhang. Diese Drüse gibt, wie die Schilddrüse, Stoffe an das Blut ab, die für den normalen Knochenaufbau von Wichtigkeit sind. Störungen der Funktion bringen merkwürdige Auftreibungen an allen Enden des Körpers hervor, die sog. Akromegalie. Am Hunde konnte in jüngster Zeit Aschner zeigen, welch große Bedeutung die Hypophyse für das Wachstum hat. Wurde jungen Tieren am Ende des zweiten Monats die Hypophyse entfernt, so blieben sie völlig infantil, behielten Milchzähne, ihr Jugend- (Woll-) Haarkleid; sie wuchsen nicht und blieben auffallend fett. Älter geworden zeigten sie keinen Geschlechtstrieb und hatten auch ganz unentwickelte Genitalien. — Neben diesen für das Wachstum wichtigen Sekreten sondert die Hypophyse Substanzen ab, die ähnlich wie das innere Sekret der Nebennieren, das Adrenalin, die glatte Muskulatur, besonders die der Gefäße zu starker Kontraktion bringt; speziell ist der Extrakt der Hypophyse (das Hypophysin, Pituitrin) in jüngster Zeit wegen dieser Muskelwirkung als wehentreibendes Mittel viel angewandt worden.

Innere Sekrete während der Schwangerschaft.

Interessante Umbildungen eines Organs, dessen Abhängigkeit von außerhalb gelegenen Faktoren, seine „abhängige Differenzierung" uns von der Natur gleichsam vorgeführt wird, stellen die Umgestaltungen der weiblichen Brustdrüse während der Schwangerschaft und nach der Niederkunft dar. Hier ist im allgemeinen kein Zweifel, daß diese Umbildungen vom wachsenden Embryo oder den hiermit zusammenhängenden Organen abhängig sind.

Der englische Physiologe Starling konnte in Gemeinschaft mit Lane-Claypon chemische Stoffe zeigen, die in der Norm vom Embryo auf die Mutter übergehen. Injizierte Starling nämlich wiederholt Extrakte von

Embryonen jungfräulichen Kaninchen, so schwollen die Brustdrüsen dieser Tiere an, ja, einmal kam es sogar zu einer Absonderung; indessen war dies noch keine Milch. Aber auch solche ließ sich unter gewissen Umständen erzielen. — Hier gilt natürlich wie oben bei den Schilddrüsendarreichungen, daß von den zeitweisen Gaben der wirksamen Substanz kaum derselbe Effekt zu erwarten ist, wie von ihrer dauernden Abgabe durch ein im Körper befindliches Organ. Ein österreichischer Arzt Basch setzte darum einer virginalen Hündin den Eierstock einer trächtigen Hündin in eine Hauttasche ein. Darauf schwollen die Milchdrüsen allmählich an. Als er dann der jüngfräulichen Hündin acht Wochen nach der Transplantation mehrmals Plazentarextrakt einspritzte — die Plazenta, der Mutterkuchen, ist bekanntlich das Organ, wodurch der Embryo der Säugetiere mit der Gebärmutter in Zusammenhang steht —, so begannen die Brustdrüsen Milch zu geben, und das so reichlich, daß junge Hunde ausreichend daran saugen konnten. — Dieser Plazentarextrakt hatte auch bei säugenden Ziegen und Frauen einen die Milchabsonderung steigernden Einfluß, so daß man seine fabrikmäßige Darstellung unternommen hat.

Gleichsam das Gegenstück zu dem letzten Problem bildet die Frage: Gibt es auch bestimmte Stoffe, die bewirken, daß trotz des Wachstums der Brustdrüsen während der Schwangerschaft noch keine Sekretion erfolgt, die also gleichsam alles nur in Bereitschaft stellen lassen, aber ein vorzeitiges, zweckwidriges Funktionieren verhindern? Ein solcher Stoff scheint tatsächlich im Blut von schwangeren Tieren zu kreisen. So fand der Italiener d'Enrico, daß Blut einer trächtigen Hündin in das Blut einer säugenden Hündin eingespritzt, die Milchabgabe zum Stillstand brachte. —

Rolle der inneren Sekrete während des Fötallebens.

Die Lehre von der „inneren Sekretion" hat in den wenigen Jahren ihres Bestehens eine außerordentliche Bedeutung erlangt, Tausende von Arbeiten sind ihr schon gewidmet. Wir haben hier nur wenige Beispiele ausgewählt, die uns zeigten, daß in der Tat heute schon eine Reihe von Substanzen bekannt sind, die im Inneren des Tierkörpers entstehen und normalerweise für die postfötale Ausgestaltung bestimmter Gebilde einen differenzierenden Faktor darstellen. Es ist sicher, wenn auch heute noch nicht zu erweisen, daß ähnliche Verhältnisse schon im Embryo, wo doch die wichtigsten Gestaltungsprozesse ablaufen, eine Rolle spielen.

Ausgestaltung, veranlaßt durch funktionelle Anpassung. Schon lange vor der Entdeckung der hier angeführten Bildungsfaktoren hatte Roux durch die Aufstellung seines Begriffes der „abhängigen Differenzierung", um dessen Erläuterung es sich eigentlich hier handelt, auf das Vorkommen solcher im Innern des Embryo entstehenden differenzierenden Faktoren hingewiesen. Weiterhin hatte er erkannt, daß diese wohl immer auch in den Fällen weitestgehender Selbstdifferenzierung ganzer Körperteile oder Organe eine Rolle spielen; er stellte nämlich die Abhängigkeit der Ausgestaltung von der Leistung fest: die nach ihm benannte funktionelle Anpassung.

Viele Hunderte von Einzelfällen einer solchen Anpassung an die Leistungen lassen sich feststellen. Alle sind nach Roux als das Resultat zweier

Faktoren zu begreifen: der vermehrten Bildung, der **Hypertrophie**, bei bestimmten Reizen, zu denen der „Gebrauch" gehört, der verminderten bzw. Rückbildung, der **Atrophie**, bei anderen Reizen, zu denen der „Nichtgebrauch" zu rechnen ist.

Funktion und Knochenstruktur.

Ein Beispiel wird uns sofort diese etwas schwierige Materie zugänglich machen. Schneiden wir einen Oberschenkelknochen in seinem oberen Teil längs durch und betrachten die Schnittflächen, so verwirrt uns zunächst die Zahl der vielen gröberen und feineren Knochenbälkchen, und wir meinen, es handle sich

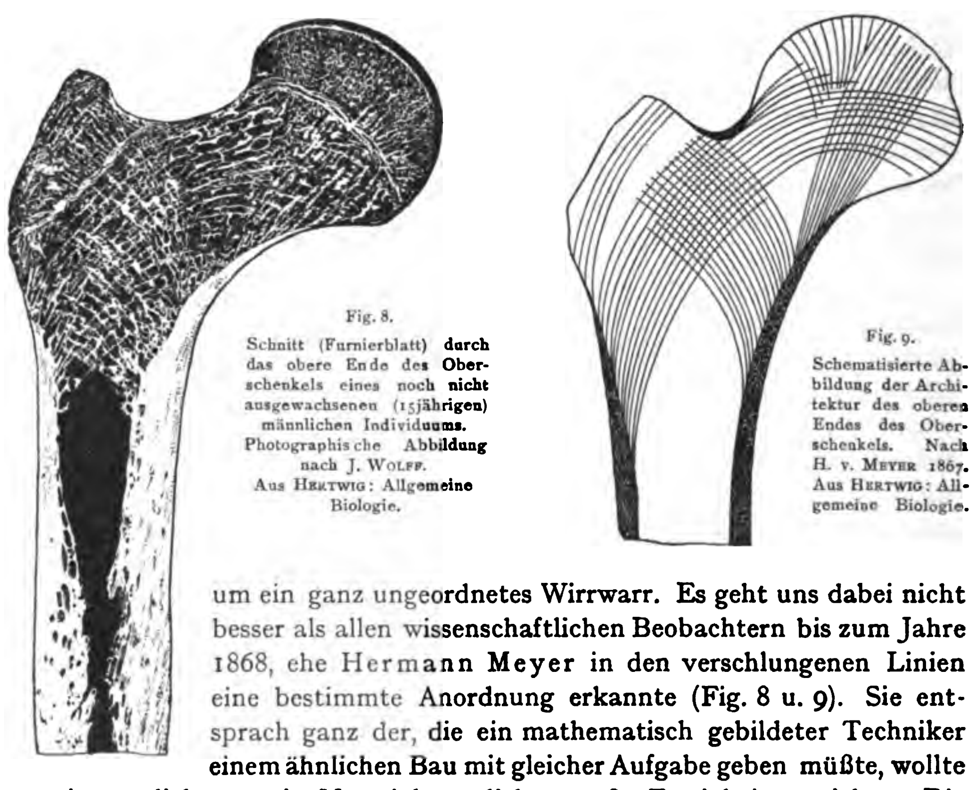


Fig. 8. Schnitt (Furnierblatt) durch das obere Ende des Oberschenkels eines noch nicht ausgewachsenen (15jährigen) männlichen Individuums. Photographische Abbildung nach J. WOLFF. Aus HERTWIG: Allgemeine Biologie.

Fig. 9. Schematisierte Abbildung der Architektur des oberen Endes des Oberschenkels. Nach H. v. MEYER 1867. Aus HERTWIG: Allgemeine Biologie.

um ein ganz ungeordnetes Wirrwarr. Es geht uns dabei nicht besser als allen wissenschaftlichen Beobachtern bis zum Jahre 1868, ehe **Hermann Meyer** in den verschlungenen Linien eine bestimmte Anordnung erkannte (Fig. 8 u. 9). Sie entsprach ganz der, die ein mathematisch gebildeter Techniker einem ähnlichen Bau mit gleicher Aufgabe geben müßte, wollte er mit möglichst wenig Material möglichst große Festigkeit erreichen. Die Knochenbälkchen verliefen in Kurven, die durch die Richtung des Druckes gegeben werden: Die Stellen der größten mechanischen Inanspruchnahme werden so am besten gestützt (Fig. 9). — Aus dieser Übereinstimmung der gefundenen Anordnung mit den zu erwartenden Zug- und Druckkurven war aber **noch kein kausaler** Zusammenhang zu schließen. Dies taten erst **Julius Wolf**, einer der Begründer der modernen Orthopädie, und W. **Roux**. Sie fanden nämlich, daß bei schief geheilten Knochenbrüchen, bei denen die Bruchstücke unter veränderte mechanische Verhältnisse kamen, sich andere Strukturen ausbildeten. Sie ergänzten diesen dem Zufall unterworfenen Befund durch systematische Experimente an Tieren und durften **Meyers** und ihre Resultate dann zusammenfassen zu dem Satze: **Die mechanische Inanspruchnahme ist eine Ursache der bestimmten Gestaltung.**

Anpassung mechanistisch aufgefaßt.

Zunächst tritt uns ein solches Verhältnis als „Anpassung" entgegen. Wir sagen, der Knochen ist für seine besondere Leistung, in der oder jener Richtung zu stützen, angepaßt, und in einer solchen Aussage liegt natürlich ein Urteil über zweckmäßiges Verhalten. Wir erkennen aber, daß diese wunderbare Zweckmäßigkeit sich zunächst mechanisch erklärt, wenn wir sie als Folge bestimmter vorangehender Faktoren auffassen können. Der allgemeine, natürlich vorläufig noch nicht „erklärte" Fall, unter den wir den Spezialfall unterordnen, ist die oben besprochene Tatsache, daß gewisse Reize die Zellen zur Tätigkeit veranlassen. Der spezielle Fall, also z. B. die feinere Knochenstruktur, ist dann erklärt, wenn sich nachweisen läßt, daß die Knochenbildungszellen bei mechanischer Inanspruchnahme z. B. Kalk produzieren, bei Fehlen von solchem aber andere Zellen, welche den Kalk resorbieren, die Oberhand bekommen; es ist dann zu begreifen, daß bei Druck oder Zug in bestimmter Richtung Knochenbälkchen in dieser Richtung gebildet, in anderer aber zur Resorption gelangen, und daß so ein Bild entsprechend den mechanischen Druck- und Zugkurven, den sog. „Trajektorien", entsteht. Was sind diese bestimmten mechanischen Faktoren, die wir hier wirksam gesehen, anderes als die Zerlegung der Gesamtleistung des Knochens! Wir können also auch kurz sagen: Der Knochen erhält seine besondere Struktur durch seinen Gebrauch; ein derartiges Verhalten nannte Roux funktionelle Anpassung.

Seinen und seiner Mitarbeiter Untersuchungen ist zu danken, daß dieser Begriff uns jetzt ein ganz geläufiger geworden ist. So lehrte Roux, welche Rolle die Funktion bei der Ausbildung der Blutgefäße spielt, daß ihre Form sich der dynamischen Inanspruchnahme durch den Blutstrom anpaßt, Untersuchungen, die in jüngster Zeit von Oppel bestätigt und ergänzt wurden. — Gebhardt zeigte in mühevollen Untersuchungen an Schnitten und Schliffen der Zähne verschiedener Tiere, wie die Anordnung der kleinsten Teilchen durchaus dem Prinzip der Anpassung an die verschiedenen Leistungen entspricht. Ähnliches wurde für das Bindegewebe, das alle unsere verschiedenen Gewebe und Organe zusammenhält, von O. Levy und Kaneko gezeigt; ein analoges Verhalten des Knorpels wurde von Ribbert beobachtet. — Wir wollen diese Anpassung noch an einigen uns geläufigen Beispielen nachweisen.

Übung und Muskelausbildung.

Allen ist bekannt, welche Rolle die Übung für die Ausbildung der Muskeln spielt, und daß Mangel an Gebrauch zur Rückbildung, ja bis zum Schwund der spezifischen, kontraktilen Muskelelemente führt, zur sog. „Inaktivitätsatrophie". Wir wissen, daß dies auch für die unwillkürlich bewegten Muskeln gilt: daß der Herzmuskel hypertrophiert, wenn ihm durch Fehler des Herzens selbst (Klappenfehler) oder durch Widerstände im Gefäßsystem besondere Leistungen zugemutet werden. Ebenso verhält sich die glatte Muskulatur: Wird durch eine Geschwulst, z. B. eine Krebsgeschwulst, die Passage im Darm verengt, so nimmt die Muskulatur der oberhalb des Hindernisses gelegenen Stelle zu infolge der vermehrten Anstrengung, den Darminhalt fortzuschieben, die unterhalb gelegene Stelle kann dagegen derart schrumpfen, daß der Darm einem Faden gleicht. — Freilich sei hier betont, daß erst noch zu ermitteln ist, worin

im speziellen der gestaltende Reiz besteht, der in der Tätigkeit des Muskels liegt, und welche besonderen Reize auftreten bzw. wegfallen, wenn der Muskel ohne Funktion bleibt.

Funktionelle Anpassung in der Embryonalzeit.

Jedenfalls war es eine recht glückliche Idee Roux', daß er die Funktion, die wir nach unseren bisherigen Beispielen in späteren, nach der eigentlichen Entwicklung gelegenen Epochen als so bedeutsam erkennen, auch schon für die Ausgestaltung im embryonalen Leben z. T. verantwortlich machte. Versuche der letzten Zeit haben die Berechtigung hierzu auch recht gut gezeigt.

Der tschechische Physiologe Babák fütterte Froschlarven mit verschiedener Nahrung, verschiedenartigem Fleisch und Vegetabilien, und beobachtete erhebliche Unterschiede in der Länge und Weite des Darmrohres. Zur Erklärung hierfür waren aber rein mechanische Momente, an die man zunächst denkt, nicht ausreichend, wie etwa, daß konsistente Nahrung den Darm mehr reizte als sehr weiche Kost; es ließen sich vielmehr auch chemische Unterschiede als wirksam für die verschiedene Gestaltung ermitteln. Andererseits scheint die besondere Länge des Darmes pflanzenfressender Säugetiere gegenüber der von Fleischfressern auf keiner funktionellen Anpassung zu beruhen. Wenigstens zeigen Kaninchen, die ausschließlich mit Milch aufgezogen wurden, also einer besonders leicht und vollständig zu verdauenden Nahrung, keine deutliche Änderung in der Darmlänge (Laqueur).

Ähnliche Versuche, wie sie Babák bei Larven angestellt hatte, unternahm ungefähr zu derselben Zeit mit gleichem Ergebnis an bereits entwickelten Tieren Schepelmann unter Roux' Leitung. Er benutzte Gänse. Der Magen erhielt je nach der Kost (Fleisch, Brei, Körner) ein ganz verschiedenes Gepräge. Aber auch Organe, die direkt gar nicht mit der Nahrung in Berührung kamen, wurden morphologisch verändert. Die Lebern und Nieren von Gänsen, die mit Fleisch gefüttert wurden, waren viel größer als die von „Körnergänsen"; die Nieren etwa zwei- bis fünfmal so groß. Die Erklärung Schepelmanns, daß es sich auch hierbei um funktionelle Anpassung handle, ist wohl richtig. Die animalischen Nährstoffe enthalten viel mehr stickstoffhaltiges Material als die vegetarischen; und es wird für die Verarbeitung des Stickstoffs Leber und Niere besonders herangezogen. —

Es ist wichtig, die Bedeutung chemischer Stoffe zu betonen, damit man nicht etwa bei funktioneller Anpassung stets nur an Anpassung an mechanische Beanspruchungen denkt. Dies mag auch noch ein Beispiel an unentwickelten Tieren zeigen. Ein rein chemisches Agens erwies Kammerer als wichtig für den Übergang der Kiemen- in Lungenatmung; er hing nämlich vom Sauerstoffgehalt des Wassers ab, in dem die Larven aufgezogen wurden; d. h. die Umwandlung trat um so früher ein, je geringer der Sauerstoffgehalt war. Babák zeigte weiter, daß die Ausbildung der Kiemen davon bestimmt wird. So konnte er bei Larven einer bestimmten Froschart, die normalerweise nur Spuren äußerer Kiemen haben, schon einige Stunden nachdem die Tiere in Wasser mit wenig Sauerstoff gesetzt waren, auffallend große Kiemen mit Büscheln erzeugen.

Individuelle Gestaltungsperioden.

Nach alle dem hier Angeführten hat die Rouxsche Anschauung gewiß viel für sich, daß die funktionelle Anpassung neben den im Keimplasma schon gegebenen Faktoren eine wichtige Rolle spielt. Das ganze individuelle Leben, nach seinen Gestaltungsvorgängen betrachtet, läßt sich darum mit Roux in vier Perioden zerlegen. In der ersten Periode wirkt nur die Keimanlage, in der dritten fast nur die Funktion gestaltend, dazwischen liegt eine Periode, die durch das Zusammenwirken beider Faktoren charakterisiert ist. Der dritten Periode läßt sich schließlich noch eine letzte anschließen, die der Rückbildungen im Greisenalter. Dieser Zeitabschnitt ist natürlich auch nicht scharf von dem vorhergehenden getrennt, vielmehr lassen sich hierbei, während die Funktion die Ausgestaltung beherrscht, die Vorläufer des Seniums schon verschieden früh erkennen. —

Gestaltungsprozesse als Reizgeschehen.

Aus unseren obigen Erörterungen und Beispielen ist zu ersehen, daß es sich bei der „funktionellen Anpassung" um einen Begriff handelt, der eine Gruppe verschiedenartigster Erscheinungen, der vorläufigen Vereinfachung wegen, unter einen teleologischen Gesichtspunkt zusammenfaßt; daß es mit diesem aber keineswegs sein Bewenden haben soll, ist wohl auch klar geworden. Gerade von Roux, dem Schöpfer dieses Begriffs, ist ja sogleich versucht worden, die funktionelle Anpassung als ein mechanistisches Geschehen, als Folge vorausgehender Faktoren, auslösender Reize oder dergleichen darzustellen. In diesem Sinne haben die Fälle von funktioneller Anpassung auch nichts voraus vor den vorhin behandelten Umgestaltungen infolge innerer Sekrete: Hier wie da ist es zunächst die Aufgabe der Entwicklungsmechanik, einen Gestaltungsprozeß in ein Reizgeschehen aufzulösen. Ist dies gelungen, so spricht man häufig, je nachdem, ob ein mechanischer oder chemischer Faktor ermittelt ist, von „Mechano-" oder „Chemomorphosen" (Herbst).

Innere Faktoren als Ursache der Erhaltung des einmal Ausgestalteten. Bei allen Betrachtungen über die Bedeutung innerer differenzierender Faktoren für Gestaltungserscheinungen haben wir, ohne es bisher besonders auszusprechen, ein anderes wichtiges Problem der Entwicklungsmechanik berührt, nämlich die Frage: Wie erhält sich das einmal Ausgestaltete?

Die organischen Gebilde sind nicht Bauten zu vergleichen, die, einmal errichtet, jahrzehnte-, ja jahrhundertelang bestehen bleiben, bis sie äußeren Gewalten weichen. Ein ganz beträchtlicher Teil der Organe, ja gerade die sozusagen lebendigsten, sind nicht in einem stabilen Gleichgewicht, auch wenn sie äußerlich unverändert erschienen; es handelt sich vielmehr um ein dynamisches Gleichgewicht, d. h. ein nach einer Richtung verlaufender Vorgang wird durch einen anderen, der in entgegengesetzter Richtung sich abspielt, aufgehoben, also in unserem Falle z. B. werden Aufbauprozesse durch Abbauprozesse paralysiert.

Autolyse.

Wir haben in dem letzten Jahrzehnt durch den Berliner Physiologen Salkowski Tatsachen kennen gelernt, die uns gleichsam die Werkzeuge für solche Abbauprozesse aufweisen. Salkowski und nach ihm viele andere Forscher

fanden, daß ein Gewebe, auch wenn es völlig vor äußeren Fäulniserregern geschützt ist, eine allmähliche Auflösung (Autolyse) durchmachte. Dies veranlassen sog. autolytische Fermente, die in dem Organ vorhanden und hierfür spezifisch sind. Besonderes Interesse hatte dann die Frage, ob auch Faktoren zu finden sind, die während des Lebens einen solchen Vorgang über ein gewisses Maß hinaus verhindern. Es wurden in der Tat sog. Antifermente (Baer u. Loeb) im Blut gefunden, die den autolytischen Fermenten entgegenwirken, ferner konnte man im Sauerstoff ein mächtiges Agens nachweisen, das die Autolyse hemmt, während andererseits in der stets im Organismus vorhandenen Kohlensäure hierfür ein Stimulans besteht (Laqueur). Aber das sind nur die ersten Anfänge zur Aufklärung des außerordentlich feinen Mechanismus solcher Regulationen! —

Als weitere Antwort auf die Frage: welche Faktoren garantieren, daß die normalen Gestaltungen erhalten bleiben? — können wir sagen: zum Teil sind es dieselben, die für ihre Ausbildung nötig sind. Denken wir an das kurz vorher Besprochene, so ist also die Funktion hierbei ein wichtiges Moment, denn ihr Fehlen allein bringt es zur Rückbildung, zur Atrophie, wie wir ja schon beim Knochen und beim Muskel erwähnt haben; ähnliches gilt aber auch für alle sonstigen Organe. Dann haben wir auch bei den inneren Sekreten darauf hingewiesen, daß ihre Bedeutung z. T. darin besteht, die normale Gestalt bestimmter Organe zu erhalten, so daß Fortfall dieser Stoffe Änderungen bedingt (Folgen der Kastration, Kretinismus usw.).

Entwicklungsmechanik als Bindeglied morphologischer und physiologischer Forschungen.

Diese letzte Frage nach der Ursache der Erhaltung des einmal Gebildeten führte uns, mit Roux zu sprechen, von den Gestaltungsfunktionen in die Betriebsfunktionen hinein, in die eigentliche Domäne der Physiologie. Gleichzeitig lehrt sie aber auch noch deutlicher als das Vorhergehende, daß es mehr äußere als in den Dingen selbst liegende Gründe sind, die überhaupt eine so starke Trennung des morphologischen und physiologischen Problems herbeigeführt haben. Denken wir an unser oben ausführlich behandeltes Beispiel von der Ausbildung der weiblichen Brust während der Schwangerschaft; wie innig verknüpfen sich da Fragen der Gestaltung mit denen der Leistung!

Das Lebewesen tritt uns als eine Einheit entgegen, und es liegt viel Gewaltsames in dem Versuche, die Form des Individuums in der Weise von der Funktion abzutrennen, wie man etwa den Aufbau eines Gebäudes für sich allein ohne Rücksicht darauf, was darin geschehen soll, beschreibt. Das unbenutzte Gebäude ist dasselbe wie das benutzte, ein Individuum ohne Leistungen ist aber tot und gleicht nur im groben dem lebendigen. Während der Dauer des Lebens wirkt es dauernd im Sinne der Ausgestaltung wie der Erhaltung des einmal Entwickelten. — Und es liegt wohl auch eine der Bedeutungen der Entwicklungsmechanik darin, daß sie sich gleichsam zwischen Anatomie und Physiologie eingeschoben hat und so eher zu einer einheitlichen Auffassung der Ge-

samtleistungen des Organismus führt, wozu Gestaltung ebenso wie Betrieb gehört.

Selbstregulation.

Wir können die zuletzt besprochenen Tatsachen, die Abhängigkeit der Ausbildung und Erhaltung gewisser Organe von der Leistung anderer, ferner die funktionelle Anpassung auch noch unter einem anderen Gesichtspunkte vereinigen: sie sind nach Roux Spezialfälle einer allen Lebewesen charakteristischen Eigentümlichkeit, der Selbstregulation. Es ist darunter die Tatsache zu verstehen, daß das organische Individuum sich als Einheit erhält und das vermag, trotzdem es dauernd in Beziehung zu der äußeren Welt steht. Diese Eigenschaft ist mehr oder weniger bei jeder Einzelleistung des Organismus im Spiele. Und zu den Aufgaben speziell der Physiologie, der ja die Ermittlung der Leistungen im besonderen obliegt, gehört auch die Aufdeckung der regulierenden Faktoren. Ein Beispiel mag dies hier wieder erläutern:

Hormone.

Wenn ein Muskel stärker arbeitet, also mehr Energie abgibt, muß er auch mehr davon aufnehmen, ganz wie eine Maschine bei größerer Leistung mehr Brennmaterial verlangt. Der Muskel reguliert nun selbst in gewissem Sinne seinen Bedarf. Sowie seine Arbeit zunimmt, und die Verbrennungen in ihm steigen, gibt er auch mehr Verbrennungsprodukte, vor allem Kohlensäure, ab. Die Kohlensäure reizt das Zentrum des Herzschlages und der Atmung, Herz und Atmung arbeiten intensiver, also die Blutversorgung wird eine bessere: Der Muskel erhält mehr und sogar besser mit Sauerstoff versorgtes Blut. — Starling nannte einen solchen Stoff, der, in einem Organ entstanden, auf andere entfernte einen Reiz ausübt, wie in unserem Beispiel die Kohlensäure, ein Hormon, abgeleitet von dem griechischen Worte ὁρμᾶν = in Bewegung setzen. Die früher besprochenen inneren Sekrete sind nur Spezialfälle von solchen Hormonen, und auch bei ihnen haben wir ja schon erwähnt, daß sie zu den regulierenden Faktoren gehören können. Wir sehen in alledem zuletzt Besprochenen schon die Anfänge dazu, wie eine Fundamentaleigenschaft des Lebewesens, die Selbstregulation, in einzelne uns verständliche Prozesse aufgelöst werden kann.

Die Beispiele für Selbstregulation ließen sich noch beliebig vermehren; aber auch die wenigen genügen gewiß, um zu zeigen, daß die Selbstregulation stets zu einer Fundamentaleigenschaft des Lebenden wird gehören müssen.

Notwendigkeit der Definierung von „Leben".

Und so berühren wir zum Schluß noch ein Problem, das wichtigste, dessen Lösung schließlich das Ziel aller biologischen Wissenschaft, insbesondere der Physiologie ist: Was ist Leben?

Es ist klar, daß gerade die Entwicklungsmechanik besonderes Interesse für die Bestrebungen hat, die dem Ursprung des Lebendigen selbst nachgehen; denn ihre Aufgabe ist ja, die Ursachen der Entstehung des individuellen Lebens aufzudecken. Es ist nur eine, unseren jetzigen Kenntnissen, angemessene Beschränkung, daß das Ei als seine unterste Stufe angesehen wird. —

Die Frage nach dem Ursprung des Lebens ist uralt, und die Versuche, sie zu beantworten, haben gerade wegen ihrer Zahl und der meist gänzlichen Unzulänglichkeit mit Recht in unserem wissenschaftlichen und kritischen Zeitalter etwas Anstößiges erhalten. Es ist gewiß ein großer Fortschritt, wenn wir jetzt

wenigstens einen Maßstab erhalten haben, an dem wir die Bemühungen, das Leben künstlich zu erzeugen, sine ira et studio bemessen können. Roux hat die Fundamentalleistungen, die alle vereint vorhanden sein müssen, damit man von einem Lebewesen sprechen kann, zusammengestellt. Dieser Maßstab ist gewiß wie jeder andere noch feinerer Ausarbeitung fähig, aber darauf kommt es zunächst nicht an. Wir stehen schon jetzt den in jedem Jahre mehrfach entstehenden Mitteilungen: dies oder jenes Gebilde ist Leben — besser gerüstet gegenüber, und vor allem werden solche Mitteilungen viel weniger zahlreich werden. Denn sicher hat Albrecht, der hervorragende, so jung verstorbene Frankfurter Pathologe, damit recht: „Es gäbe nicht die Hälfte der vielen, allzuvielen Arbeiten über die Erzeugung von Lebendigem, wenn eine Definition, was wir darunter verstehen, gegeben wäre." — Es ist wohl kaum nötig, hier zu sagen, daß wir zurzeit von dem Ziele, Lebendiges künstlich zu erzeugen, noch weit entfernt sind. Näher wollen wir auf dieses Problem nicht eingehen, da es gerade von dem Begründer der Entwicklungsmechanik, von W. Roux, an anderer Stelle dieses Werkes behandelt wird, und es ist auch schon in dem von Lidforss behandelten Abschnitt über Protoplasma gestreift worden.

Nur eins soll hier noch betont werden, das ich absichtlich zum Schluß aufgespart habe, da es mir am wichtigsten von allem erscheint, was uns das Studium der Biologie, insbesondere der Entwicklungsmechanik, bringen soll: Die Möglichkeit einer einheitlichen Auffassung der äußeren Natur.

Es ist gerade in unserer jetzigen Zeit die Gefahr groß, daß sie verloren geht, und zwar deshalb, weil mit die besten unserer Biologen die Meinung vertreten, zwischen der belebten und unbelebten Natur klaffe eine unüberbrückbare Kluft.

Bedeutung der Entwicklungsmechanik als Bollwerk gegen den Vitalismus.

An mehreren Stellen dieses Aufsatzes und gerade zuletzt noch bei der Besprechung der künstlichen Erzeugung des Lebendigen habe ich darauf hingewiesen, daß wir noch fast nirgends im biologischen Geschehen eine lückenlose mechanistische Reihe aufweisen können, die uns irgendeinen Lebensprozeß im selben Sinne verständlich machte, wie etwa eine Reihe physikalischer Vorgänge ein anorganisches Geschehen. Aber wollte man daraus den Schluß ziehen, daß dies niemals möglich sein wird, so wäre dies wohl voreilig. Die Gegner mechanistischer Anschauungen, an ihrer Spitze Driesch, der wiederholt genannte, verdienstvolle Heidelberger Forscher, gehen entschiedener vor: Nach ihnen läßt sich beweisen, daß eine mechanistische Auffassung des Lebens unmöglich ist, und das Biologische nur teleologisch zu begreifen sei; man wäre also zur Annahme eines Vitalismus gezwungen. Besonders werden hierbei, wie wir schon oben erwähnten, die merkwürdigen Regenerationserscheinungen herangezogen. Ohne auf die Beweise des Vitalismus im einzelnen einzugehen, deren Unzulänglichkeit sich wohl zeigen ließe, soll hier betont werden, warum ein solcher Beweis überhaupt prinzipiell unmöglich erscheint. Ich gebe dies hier mit ziemlich denselben Worten wieder, mit denen ich meine Anschauung an anderer Stelle dargelegt habe.

Solange die Biologie als Naturwissenschaft auftritt und dabei das Ziel verfolgt, Naturgesetze zu finden, so lange ist sie gezwungen, die lückenlose kausale Reihe von äußeren, im Prinzip der Messung zugänglichen Größen anzuerkennen. Jedes teleologische oder psychische Element, soviel es auch vielleicht zur augenblicklichen Vereinfachung beitragen mag, muß ihr im letzten Ende fremd bleiben.

Dieser Auffassung steht keineswegs die Tatsache entgegen, daß wir die Fähigkeit besitzen, die uns einheitlich gegebene äußere Welt auch noch nach anderen als nach naturwissenschaftlichen Prinzipien zu ordnen, z. B. nach Zwecken; wir legen diese dann den äußeren Objekten unter, die wir mehr oder minder berechtigt mit Bewußtsein ausstatten müssen, wenn „Zweck" mehr als ein sinnloses Wort bedeuten soll.

Durch ein Vermengen der beiden Betrachtungsweisen, der naturwissenschaftlichen und der teleologischen, geben wir aber von vornherein die Frucht unserer Bemühungen preis: die einheitliche, in sich geschlossene Ordnung. Jedes teleologische oder psychische Moment, mag es Entelechie, Psychoid u. dgl. heißen, ist niemals quantitativ zu fassen.

Aber gerade der „Nachweis gegenseitiger Abhängigkeitsbeziehungen meßbarer Größen" (Ostwald) ist Ziel der Naturwissenschaft. Entelechien nun als das Wesentliche der Biologie hinzustellen, jedes einzelne Lebewesen von einer hierfür charakteristischen und keiner anderen zukommenden intensiven Größe, deren Auflösbarkeit in extensive Größen definitionsmäßig ausgeschlossen ist, abhängig zu machen, das bedeutet nur den Verzicht auf die Möglichkeit einer naturgesetzlichen Darstellung biologischer Objekte. Denn Gesetz ist der Ausdruck und die Zusammenfassung des Gemeinsamen, das sich aus mehr oder weniger großen Verschiedenheiten abstrahieren läßt. Das letzte aus den äußeren Dingen noch abstrahierbare Gemeinsame ist die Zahl, und so bleibt als letztes Ziel der Naturwissenschaft die Aufstellung der Laplaceschen „Weltgleichung".

Es ist kaum nötig, nochmals zu sagen, daß uns die naturwissenschaftliche Auffassung keineswegs eine befriedigende Weltanschauung gibt; ist ihr doch alles Psychische fremd und muß ihr auch fremd bleiben, da sie eben nur eine Ordnung der äußeren Welt ist. Wie hierzu die inneren Erfahrungen und teleologischen (auch historischen) Auffassungen in Beziehung zu setzen sind, geht weit über ihre Aufgabe hinaus.

Nun wenden uns die Teleologen ein, daß das von uns hier proklamierte Ziel der Naturwissenschaft weder in der Physik noch in der Chemie erreicht ist, und sie werden uns darauf hinweisen, daß auch in diesen exakten Wissenschaften nicht nur Quantitäten, sondern auch Qualitäten vorkommen. Das ist richtig. Indessen ist dort ununterbrochen der Fortschritt in der Richtung am Werke, diese durch jene zu ersetzen, so daß sich z. B. die Tatsachen weiter Gebiete der Elektrizität, des Magnetismus, der Optik in sechs Differentialgleichungen (Hertz) zusammenfassend darstellen lassen.

Wie dem aber auch sein mag, mögen die reinen Naturwissenschaften von

ihrem Ziele noch so weit entfernt sein, sie gehen ihm nach, und keiner ihrer ernsthaften Vertreter erklärt: eine Spezies Naturobjekte existiert, die der Erreichung des Zieles prinzipiell widerstrebt. Weil in Physik und Chemie eine solche Auffassung keine Stätte hat, darum suchen die Biologen immer wieder ihre Wissenschaft auf die Fundamente dieser reinen Naturwissenschaften zu stellen. — Selbst wenn alle einzelnen Erkenntnisse der Entwicklungsmechanik sich als irrig herausstellen sollten — was bei ihrer exakten experimentellen Begründung wohl nicht eintreten kann — so ist gerade die Ablehnung und Bekämpfung aller teleologischer Deutungen, die bei dem Problem der Form am ehesten sich geltend machen werden, eine der wesentlichsten Bedeutungen der Entwicklungsmechanik.

Literatur.

Für diejenigen, die etwas tiefer in die hier behandelten Probleme eindringen wollen, sei hier auf wenige Werke und Schriften hingewiesen, die auch genauere literarische Hinweise enthalten.

BARFURTH, D., 1910: Regeneration und Transplantation in der Medizin. Jena.

BIEDL, A., 1913: Innere Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Bedeutung für die Pathologie. Berlin und Wien.

DRIESCH, H., 1905: Der Vitalismus als Geschichte und Lehre. Leipzig.

—, 1909: Philosophie des Organischen. 2 Bde. Leipzig.

HERBST, K., 1901: Formative Reize in der tierischen Organisation. Leipzig.

HERTWIG, O., 1912: Allgemeine Biologie. Jena.

KORSCHELT, E., 1906: Regeneration und Transplantation. Jena.

KORSCHELT u. HEIDER, 1902: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. I. Lief. Jena.

LAQUEUR, E., 1911: Bedeutung der Entwicklungsmechanik für die Physiologie. Jena.

LOEB, J., 1906: Vorlesungen über die allgemeine Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

—, 1909: Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin.

MORGAN u. MOSZKOWSKI, 1907: Regeneration. Leipzig.

PRZIBRAM, K., 1907: Experimental-Zoologie. Leipzig und Wien.

RÀDL, E., 1909: Geschichte der biologischen Theorien. II. Teil. Geschichte der Entwicklungstheorien in der Biologie des XIX. Jahrhunderts. Leipzig.

ROUX, W., 1905: Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausg. von Roux, Heft I, Leipzig. In dieser Sammlung finden sich auch noch mehrere unser Gebiet betreffende, ziemlich allgemein verständliche Monographien.

WEISMANN, A., 1912: Vorträge über Descendenztheorie. 2 Bde. Jena.

REGENERATION UND TRANSPLANTATION IM TIERREICHE.

Von

H. Przibram.

I. Regeneration.

Definitionen, Geschichte.

Seit den Überlieferungen griechischer Wissenschaft durch lateinische Schriftsteller bezeichnet man das Wiederhervorsprossen verlorengegangener Teile eines Lebewesens als Regeneratio im Gegensatze zur erstmaligen Zeugung, der Generatio. Schon im klassischen Mythos finden wir die Idee einer Regeneration in die Herkulessage verwoben: Als der Held die Hydra, ein schlangenartiges, mehrköpfiges Ungeheuer, bekämpft, entspringen an Stelle eines jeden abgeschlagenen Hauptes zwei neue.

Abgesehen von dieser allegorischen Verwertung finden sich in der altgriechischen Literatur, namentlich im Sammelwerke des Aristoteles, zahlreiche Tatsachen der Regeneration bei Tieren beschrieben, die freilich manchmal kaum die richtige Deutung der Beobachtungen sein dürften, so, wenn den jungen Schwalben die Fähigkeit zugesprochen wird, ausgestochene Augen wieder zu bilden. Die Regeneration des Eidechsenschwanzes und der Krebsscheren wurden auch späterhin wiederholt beschrieben, aber erst um die Mitte des 18. Jahrhunderts wurde die Kenntnis der Regeneration bei den verschiedenen Tierklassen durch den vielseitigen Experimentalzoologen L. Spallanzani wesentlich vermehrt. Im folgenden Zeitalter der Aufklärung bildete sich die Beschäftigung mit solchen Versuchen dann geradewegs zu einem Sport aus, in dem Geistliche, Ärzte und Laien wetteiferten. Alle größeren Gruppen des Tierreiches wurden untersucht und wertvolle Ergebnisse gezeitigt. Man suchte alsbald theoretische Gesichtspunkte zu gewinnen, bei denen ein Vergleich mit dem Reproduktionsvermögen der Pflanzen zunächst herangezogen wurde. Die Regeneration der Gliedmaßen oder anderer Körperteile bei Tieren wurde als das Austreiben schlummernder, vorgebildeter Triebe, wie man sie von den „Augen" der Pflanzen her kannte, betrachtet; das Auswachsen entzweigeschnittener Polypen oder Würmer mit der Vermehrung der Pflanzen durch Stecklinge verglichen. Ohne der von anderer Seite erfolgenden Darstellung der Regeneration bei Pflanzen vorgreifen zu wollen (vgl. Artikel Baur), muß hier bemerkt werden, daß den tierischen Regenerationen die genannten Prozesse bei den Pflanzen darum nicht strenge an die Seite gestellt werden dürfen, weil es sich bei letzteren gewöhnlich gar nicht um die Wiedererzeugung verlorener Teile, sondern um das Hervorsprossen von allen möglichen Organen der Pflanze, und zwar meist

gar nicht an der Verletzungsstelle handelt. Solche Sprossungsvorgänge sind besser als Adventivbildungen von der Regeneration im eigentlichen Sinne ganz auszuschließen. Sie kommen auch im Tierreiche, aber nur bei einigen auch durch ihr Festsitzen, und ihr wenig abgeschlossenes Wachstum an die Pflanzen erinnernden Formen, den Polypen und Manteltieren, vor. Erst vor kurzem sind einige echte Regenerationen im Pflanzenreiche beschrieben worden. Daher konnte der Vergleich zwischen tierischem und pflanzlichem Wiedererzeugungsvermögen in früheren Zeiten bloß die irrtümliche Vorstellung unterstützen, welche sich Ch. Bonnet von der Erzeugung überhaupt gebildet hatte, als ob nämlich vorgebildete Keime in allen Organismen in unendlicher Generationsfolge ineinandergeschachtelt liegen würden, um entweder bei der Zeugung oder bei der Wiedererzeugung frei zu werden und zur richtigen Größe heranzuwachsen. Immerhin hinderte zunächst der Gedanke an das Pflanzenreich die Regeneration als etwas vom normalen Wachstume dem Wesen nach verschiedenes zu sondern. Die Ansicht eines solchen Zusammenhanges findet sich fast durchgehends in allen Schriften angedeutet, die sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts mit der Regeneration der Tiere befaßten. Im Jahre 1842 zog H. Jordan die von ihm entdeckte Regeneration bei den Kristallen zu einem Vergleiche mit jener bei den Tieren heran, eine Analogie, welche weitgehende Vergleichspunkte geliefert und meines Erachtens den Schlüssel zum Verständnis des Regenerationsproblemes uns in die Hand gegeben hatte. Zunächst aber finden wir in der Geschichte der Regenerationslehre eine Unterbrechung der experimentellen Forschung, welche durch das übermächtige Hervortreten des Entwicklungsgedankens veranlaßt wurde und die Forscher von der weiteren Verfolgung des geraden Weges abgehalten hat. Obzwar, wie wir noch sehen werden, die Deszendenztheorie auch für die Regenerationslehre manche fruchtbare Anregung zu liefern vermochte, so war doch insbesondere die Annahme der natürlichen Zuchtwahl als ursächliches Moment für die Entstehung und Ausbildung der Fähigkeit zum Wiederersatze oft verlorener und für den Kampf ums Dasein notwendiger Organe unheilvoll, da sie mehr zu weitgehenden Spekulationen als zu Versuchen verlockte. Erst im letzten Dezennium des 19. Jahrhunderts vermochten sich einige Forscher von diesem Banne loszureißen und die experimentelle Analyse der Erscheinungen von neuem aufzunehmen.

Polarität; Heteromorphose.

So beschäftigte sich J. Loeb mit der Frage, ob und inwieweit es möglich ist, die Organbildung der Tiere durch äußere Umstände zu beherrschen, und bediente sich zu diesem Zwecke der bereits genannten Tiere mit pflanzenartigem Habitus. Man hatte es bis dahin in der Regel für selbstverständlich gehalten, daß bei Eintritt von tierischer Regeneration das neugebildete Organ wieder dem verlorenen nach Form und Funktion gleich sein würde, obzwar die Erfahrungen an den Pflanzen zur Vorsicht hätten mahnen sollen. Unterscheiden wir an einem Tiere das vordere Körperende als Mund- oder Oralpol (von lat. os) vom hinteren Ende als After- oder Analpol (von lat. anus), so fragt es sich zunächst, ob diese „Polarität" aufrechterhalten wird, wenn sich nach Abschneiden eines Poles die äußeren Verhältnisse ändern. Tatsächlich gelang es,

durch Einwirkung von Licht, Sauerstoff, Kontakt mit festen Körpern und anderen Umständen bei einer Reihe von Polypen das Hervorwachsen des falschen Körperpoles zu veranlassen, so daß dann entweder zwei gleiche Pole vorhanden waren oder die Polarität sogar umgekehrt war. Die Erscheinung, daß bei einem Tier anstelle eines Organes ein nach Form und Funktion typisch anderes Organ wächst, bezeichnete Loeb als Heteromorphose (griech. ἕτερος = verschieden, μόρφωσις = Gestaltung). Es gelang ihm, polare Heteromorphosen bloß bei jenen Tieren zu erzeugen, welche gleich den Pflanzen auch in unverletztem Zustande Organe des einen Poles auch am anderen unter dem Einflusse geänderter äußerer Bedingungen hervorbringen. Diese Polaritätsänderungen lassen sich durch Wiederherstellung der ursprünglichen äußeren Umgebung wieder rückgängig machen. Formen, die in allen Stücken die Fähigkeit besitzen, alle anderen Teile hervorzubringen, bezeichnete H. Driesch, der sich viel mit der Analyse dieser Fähigkeit oder Potenz (lat. potentia) beschäftigt hat, als totipotent (zu allem fähig).

Wie bereits Spallanzani und Bonnet bekannt war, aber erst durch T. H. Morgan und seine Schüler von neuem bestätigt werden mußte, kommt beim Regenwurm die Totipotenz bloß einem mittleren Körperabschnitte zu, der nach vorne dann stets einen Kopf, nach rückwärts stets einen Schwanz regeneriert. Stücke des hinteren Körperabschnittes sind hingegen unfähig, einen Kopf zu bilden und in analoger Weise vordere einen Schwanz zu erzeugen. Jedoch ist der hintere Körperabschnitt imstande, auch nach vorne einen Schwanz, der vordere unter gewissen Umständen auch nach rückwärts einen Kopf zu bilden. Diese polaren Heteromorphosen unterscheiden sich also wesentlich dadurch von den früher bei den Polypen mit pflanzenartigem Habitus geschilderten, daß infolge Beschränkung der Potenz zwar eine Gleichpoligkeit, nicht aber eine Polumkehr zu erzielen ist und ebensowenig die ursprüngliche Polarität wieder hervorgerufen werden könnte. Diesen mit Beschränkung der Potenz auftretenden Heteromorphosen begegnen wir im ganzen Tierreiche. Sie treten nicht bloß in der Richtung der Hauptpolarität des Tierkörpers auf, sondern auch an den Anhangsgebilden des Körpers. Wir unterscheiden an jedem Körperanhange die proximale, der Körpermitte zugekehrte von der distalen, der Körpermitte abgewendeten, frei in die Umgebung hinausführenden Richtung. Bei allen Tieren mit beschränkter Potenz können von einer Wunde aus stets nur jene Teile wiedererzeugt werden, die distal der Verwundungsfläche gestanden waren, niemals proximale — ein weiterer Unterschied gegenüber den Adventivbildungen. Eine Folge dieser Regel ist das Auftreten verkehrt orientierter Regenerate an der proximal gerichteten Wundfläche eines angebrochenen, aber nicht ganz abgetrennten Anhanges: sie stehen zu dem distal auswachsenden Anhange in sekundärer Symmetrie und täuschen Anhänge der Gegenseite vor.

Eine dritte Gruppe von Heteromorphosen besteht in dem Ersatze eines Körperanhanges durch ein zwar richtig orientiertes, aber normalerweise einem anderen Segmente des Körpers angehöriges Gebilde, von W. Bateson als Homoeosis (von griech. ὅμοιος = gleichartig) bezeichnet, weil das abnormale Ge-

bilde einem Gebilde eines anderen Segmentes gleichartig geworden ist. Einschließlich des Stieles abgeschnittene Augen der stieläugigen Krebse regenerieren als Fühler, wie S. Chantran zuerst sah; C. Herbst fand als Bedingung die Entfernung des im Stiele gelegenen sog. Augenganglions, und es dürften die übrigen, namentlich bei Gliederfüßern bekannten Homoeosisfälle ähnliche Verhältnisse bieten. Dabei zeigt es sich, bei vergleichender Betrachtung, daß stets ein niedriger differenziertes Organ an die Stelle des höher differenzierten zu treten vermag; das lichtempfindliche Krusterauge kann durch den lichtunempfindlichen Fühler, der Insektenfühler durch das unempfindlichere Bein, der noch zum Befühlen der Nahrung dienende Kieferfuß der Strandkrabbe durch die bloß zum Fassen dienende Schere, diese durch das Schreitbein, der mit einer Haftborste ausgestattete Hinterflügel der Schmetterlinge durch den einer solchen entbehrenden Vorderflügel, endlich das Schmetterlingsbein durch einen bloßen Haarpinsel ersetzt sein; Fälle entgegengesetzter Art sind mir aber nicht bekanntgeworden. Die Anlagen der angeführten Körperanhänge können also bi-potent genannt werden. Bei Wegfall eines vom Ganglion ausgeübten Reizes tritt die minderwertige Potenz in Kraft. Es ist dies der einzige Fall, in dem ein nervöses Organ eine formbestimmende Wirkung ausübt und daher wohl noch sehr zweifelhaft, ob es sich um einen der nervösen Reizung ähnlichen Vorgang handelt. Sonst ist das Vorhandensein nervöser Zentralorgane oder einer Nervenverbindung zwar für die Geschwindigkeit des regenerativen Wachstums und seinen völligen Ablauf, nicht aber für die sonstige Qualität des Regenerates maßgebend.

Grenzen. Sind wir bisher schon auf mehrere Grenzen gestoßen, welche der Regeneration im Tierreiche gezogen sind, so vermehrt sich ihre Zahl noch bedeutend, wenn wir die alltäglichen Erscheinungen, uns allen bekannt, in Betracht ziehen. Wenn der Mensch eine Verletzung erleidet, so tritt zwar, von pathologischen Zwischenfällen, wie Infektion, Zuckerkrankheit u. ä. abgesehen, stets eine Verheilung der Wunde ein; auch ersetzen sich abgeschnittene Haare und Nägel. Aber hiermit sind im großen und ganzen die Regenerationen beim Menschen nach Verlust äußerer Teile erschöpft: Gliedmaßen, wenn es sich auch bloß um einzelne Finger- oder Zehenglieder handelt, Sinnesorgane, wie Augen und Ohren, können nicht wiedererzeugt werden. Wohl vermögen sich vom verletzten Knochen aus, falls die Knochenhaut, der Periost, noch vorhanden ist, kleine Knochenkegel zu erheben, Knochen zusammenzuwachsen und auch größere Partien innerer Organe, wie der Leber und Milz, durch Wucherung der Reste sich zu vergrößern, aber es kommt nicht zur Ausbildung einer neuen Form. Ein gleiches gilt für die übrigen höheren Wirbeltiere: die gestutzten Ohren der Haushunde, die Schwänze derselben Tiere, der Pferde und Katzen wachsen nach der Kupierung nicht wieder, und ebensowenig sprossen an Stelle verlorener Beine bei den Säugetieren oder Vögeln neue hervor. Dagegen sehen wir bei den Hirschen alljährlich den Verlust der Geweihe, welche dann in vergrößertem Maßstabe wieder zum Vorscheine kommen. Bei den Vögeln werden selbst die großen Schwung- und Steuerfedern bei der jährlichen Mauser abgeworfen, um in aller

Schönheit wiederzuerstehen. Diese normalerweise wiederkehrenden Regenerationen hat man als physiologische von der bloß nach zufälligen Verstümmelungen eintretenden „akzidentellen“ Regeneration unterschieden. Die akzidentelle Regeneration braucht aber durchaus nicht eine seltene Erscheinung zu sein. Viele Tierformen sind geradezu darauf eingerichtet, sich verstümmeln zu lassen, um solcherart einen Vorteil zu erlangen, entweder ihren Geschlechtsprodukten eine weitere Verbreitung zu sichern, oder, dem haschenden Feinde ein Stück ihres Körpers zurücklassend, zu entfliehen. Diese Selbstzerstückelung oder Autotomie (von griech. αὐτός = selbst und τέμνω = schneide) kann entweder bloß in einer leichten Gebrechlichkeit im allgemeinen bestehen, wie bei vielen Würmern, oder es sind eigene Stellen vorgebildet, präformiert, an denen durch einen Reflexakt des Tieres die Muskulatur durch starke Kontraktion einen Durchriß aller Gewebe bewirkt. Es finden sich solche präformierte Bruchstellen in der Mitte jedes Wirbels im Eidechsenschwanze, so daß, wo immer dieser angepackt wird, die Möglichkeit zur Autotomie gegeben ist. Bedingung für das Zustandekommen des Reflexaktes ist aber ein Stützpunkt für das entfliehende Tier. Hebt man eine Eidechse rasch am Schwanze empor, ehe sie Zeit gehabt hat, sich mit den Beinen auf der Unterlage anzukrallen, so vermag sie nicht, sich durch Autotomie zu befreien. Ähnlich verhält es sich mit den der Autotomie fähigen Beinen vieler Gliederfüßer. Die präformierte Bruchstelle liegt zwischen dem zweiten und dritten Gliede vom Körper aus gerechnet. Besonders leicht autotomieren manche Krebse, ferner die Weberknechte und manche andere langbeinige Spinnen und Tausendfüßer, die Schnaken und dann auch die Heupferde, letztere aber bloß ihre langen, zum Springen dienenden Hinterbeine, während die zwei vorderen Schreitbeinpaare meist schwerer sich abtrennen lassen.

Nicht immer folgt auf die Autotomie Regeneration: den Schnaken, den großen Weberknechten und den Sprungbeinen der verwandelten Heupferde fehlt die Fähigkeit, den so leicht eintretenden Verlust quitt zu machen, wenigstens findet man in der Natur bloß äußerst selten Exemplare, die, mit vereinzelten kleineren Beinchen ausgestattet, auf einen eingetretenen Regeneratsprozeß schließen lassen. Im allgemeinen geben sich Regenerate außer durch die geringere Größe auch noch infolge abweichender Färbung als solche zu erkennen. Bei den meisten Tieren fallen sie durch glasartig helle Beschaffenheit auf, bei dem Eidechsenschwanze sind sie aber zunächst dunkel gefärbt. Nicht nur bei den jetztlebenden, auch bei fossilen Tieren haben sich mit voller Bestimmtheit Regenerate nachweisen lassen, indem von den präformierten Bruchstellen ausgehende Gebilde mit allen Formeigenheiten der betreffenden Regenerate verwandter jetztlebender Arten deutlich an manchen Versteinerungen zu sehen waren. So regenerieren mehrere rezente Arten der Eidechsengattung *Ophisaurus* auf dem Schwanz an Stelle von Wirtelkielschuppen glatte Zykloidschuppen, und dieselbe Beschaffenheit des Schwanzes wurde von Lydekker an einem fossilen *Ophisaurus moguntinus* aufgefunden. Wiederholt können wir, namentlich an den guterhaltenen Abdrücken ausgestorbener Krebsarten im lithographischen

Schiefer von Solnhofen und anderen Fundstellen Krebse mit ungleich großen Scheren erblicken, wobei jedoch die ersten zwei Glieder der kleineren Schere noch dieselbe Größe aufweisen, wie jene der Gegenseite, und daher eine Regeneration nach Autotomie von der präformierten Bruchstelle aus sicher erscheint. Krebsarten mit normalerweise verschieden großen Scheren gibt es zwar in größerer Anzahl (Heterochelie von ἕτερος = verschieden und χήλη = Schere), aber dann gehören zur kleineren Schere auch kleinere Grundglieder.

Ein weiteres Mittel, in der Natur gefundene Bildungen als Regenerate zu erkennen, gibt uns der Vergleich monströser Exemplare, Mehrfachbildungen und Heteromorphosen mit den bereits erwähnten, als Regeneration nachgewiesenen Fällen ähnlicher Art an die Hand. Nun finden wir freilich Monstra auch bei den höheren Wirbeltieren, wo wir doch wissen, daß eine Regeneration der verlorenen Gliedmaßen ausgeschlossen ist, und zwar von der Geburt an. Lange Zeit hat man sich daher gescheut, solche Exemplare als Produkte der Regeneration zu betrachten. Man betrachtete lieber alle derartigen Fälle als Verschmelzungen von Embryonen mit nachträglicher Unterdrückung größerer oder geringerer Abschnitte des einen Partners. Abgesehen davon, daß diese Theorie der gesetzmäßigen Stellung der meisten überzähligen Bildungen in sekundärer Symmetrie keine Rechnung trug, mußte sie bei den Säugetieren auf die besondere Schwierigkeit stoßen, daß sich Zwillinge mit getrennter Plazenta festsetzen und eine Verschmelzung schwer vorzustellen ist. Das von Roux inaugurierte experimentelle Studium der Entwicklungsmechanik tierischer Eier im letzten Jahrzehnt des 19. und im ersten des 20. Jahrhunderts hat vielfach gezeigt, daß den Eiern weitgehende regenerative Potenzen zukommen, welche über jene der ausgeschlüpften Tiere hinausgehen können, und auf diese Art die Erklärung für die als Monstra geborenen Säugetiere, Vögel und Reptilien geliefert. Freilich ist es bis jetzt noch nicht gelungen, den direkten Nachweis des Entstehens der Mehrfachbildungen durch Spaltung gerade für diese Klassen zu erbringen, doch ist dies nur mehr eine Frage der Vervollkommnung unserer Operationstechnik, da Eingriffe an Embryonen der genannten Formen schon mit Erfolg vorgenommen werden konnten.

Dieser Einbeziehung aller Altersstufen ein und derselben Tierart ging die Ausdehnung der Regenerationsversuche auf alle Gruppen des Tierreiches parallel, indem man sich nicht mehr mit der Untersuchung der in der Natur vorkommenden Verstümmelungen und ihren Folgen oder der am leichtesten zugänglichen Tierarten begnügte, sondern auch seltenere oder schwerer zu haltende einbezog. Bald zeigte es sich, daß die Regenerationsfähigkeit eine viel weitere Verbreitung besitzt, als man nach den bloßen Beobachtungen in der Natur oder vereinzelten negativen Befunden in der Gefangenschaft geschlossen hatte. Insbesondere erlaubte es die Vervollkommnung der Tierpflege, Versuche mit positivem Erfolg anzustellen, die früher nie zu Regeneration geführt hatten. Hierher zählen z. B. die Regeneration der Beine des Marmelmolches (*Triton marmoratus*), dem nach älteren Beobachtern im Gegensatze zu den übrigen Molchen diese Fähigkeit abgehen sollte, was aber nur an der unrichtigen Haltung gelegen war.

Beim Höhlenkriecher (*Spelerpes fuscus*), den vorigen Tierarten ebenfalls verwandt, war es am schwierigsten, zu Regeneraten zu gelangen, weil fast stets eine Infektion der Wunden eintritt, die ein geschwüriges Abfallen des Wundgewebes bewirkt. Erst peinliche Asepsis durch Haltung der steril operierten Tiere in fließpapierausgeschlagenen Gläsern verhinderte die Erkrankung und lieferte positive Resultate. Diese Haltung ahmt selbstredend nicht die natürliche Umgebung des Tieres nach; es war überhaupt mit ein Irrtum mancher älterer Experimentatoren, daß sie in einer möglichst naturgetreuen Umgebung die besten Bedingungen für Regeneration erblickten. So sind negative Befunde am Grottenolme (*Proteus anguinus*) darauf zurückzuführen, daß man sich bemühte, die Tiere in der ihnen gewohnten niederen Temperatur der Grotten zu halten: in die Wärme gebrachte Tiere zeigten alsbald ein ausgezeichnetes Regenerationsvermögen.

Neben der Ausdehnung der Versuche auf verschiedene Entwicklungsstadien und seltenere Arten erfuhr die Regenerationslehre eine bedeutende Erweiterung durch die Einbeziehung innerer Organe, wobei es sich abermals zeigte, daß die in der Natur kaum oder gar nicht vorkommenden Verluste solcher dennoch nach künstlichen Eingriffen zu Regenerationen führten. Die Milz und die Lunge der Amphibien ergänzten sich aus ganz geringfügigen Resten; bei den Manteltieren konnte sogar das exstirpierte Gehirnganglion wiedergebildet werden. Letztere und einige andere niedere Arten, zu den Polypen, Stachelhäutern und Würmern gehörig, vermochten sogar die entfernten Geschlechtsdrüsen neu hervorzubringen, ein Beweis dafür, daß bei ihnen eine scharfe Sonderung in Körper- und Keimplasma, wie es A. Weismann postuliert hatte, wenigstens den Potenzen nach, nicht zu finden ist. Überhaupt führt die experimentelle Prüfung der Potenzen verschiedener Körperregionen ein und derselben Tierart dazu, daß wir die Fähigkeiten nicht auf jene Stellen beschränkt sehen, von denen aus in der Natur regeneriert wird, sondern auch auf solche ausgedehnt, die bloß durch das Messer des Operateurs freigelegt werden. Noch bis vor kurzem nahm man an, daß bei den autotomierenden Gliedmaßen der Gliederfüßer eine Regeneration bloß von der präformierten Bruchstelle aus möglich sei. Durch Abschneiden von wenigen oder mehr Gliedern konnte jedoch erzielt werden, daß auch von anderen Stellen aus das fehlende ersetzt wurde; ja, selbst der völlige Ausschnitt eines Beines einschließlich eines Stückes des Rumpfsegmentes verhinderte bei Krebsen und Larven von Insekten nicht das Wiedererscheinen aller distal der Wunde liegenden Teile. Auch bei Tritonen scheint noch die restlose Entfernung einer Extremität zum Wiederersatze zu führen.

Umformung (Morphallaxis) und Kompensation.

Es ist danach klar, daß Körperteile zum Aufbau von Anhängen beisteuern, wobei infolge von Stoffmangel sie sich selbst oft verkleinern und sonst umformen müssen. Wenn bei einer Gottesanbeterinlarve ein Bein im ersten Gliede abgeschnitten wird, so formt sich der stehengebliebene Rest zu einer neuen, verkleinerten Hüfte um und regeneriert außerdem das Bein. Weit auffälliger sind die Umformungsprozesse, wenn es sich um niedere Tiere handelt, die in ganz kleine Stückchen zerschnitten werden können, ohne die Regenerations-

fähigkeit einzubüßen. Da vielen von diesen Stückchen wegen des Verlustes der Mundöffnung die Nahrungsaufnahme gänzlich abgeht, so sind sie darauf angewiesen, ihren ganzen Körper umzumodeln, um endlich eine verkleinerte, aber proportionale Ganzform zu erreichen. Diese Erscheinung hat T. H. Morgan eingehend an den Strudelwürmern (Planarien) unserer Süßwässer untersucht und „Morphallaxis" (griech. μορφή = Form, ἀλλάττω = gebe auf) benannt. Die Verkleinerung der übrigen Form zugunsten des Regenerates ist auch im übrigen Tierreiche bei den Tieren mit beschränkten Potenzen eine allgemeine Erscheinung, sobald Nahrungsmangel herrscht. Deutlich kann sie bei Krebsen beobachtet werden, die sich wiederholt häuten, wobei die Haut im ganzen abgeworfen wird. Nach großen Verlusten und bei andauerndem Hungern werden die folgenden Häute kleiner, während die Regenerate rasch wachsen. In welch inniger Beziehung (Korrelation) selbst weitabliegende Körperteile zueinander stehen, dafür haben wir in gewissen heterochelen Krebsen gute Belege: wird einem *Alpheus* die größere Schere autotomiert, so wächst sie nach, bringt es aber bloß bis zur kleinen Schere, während die anscheinend von der Operation gar nicht betroffene kleine Schere der Gegenseite unterdessen zur großen Schere sich umgebildet hat. Auf diese Art kam also eine Vertauschung der Scheren zustande, die ein rascheres Eintreten der ursprünglichen funktionellen Differenzierung erlaubt. In ähnlicher Weise lassen sich nach Ch. Zeleny die verschiedenartig ausgebildeten Kiemendeckel gewisser Röhrenwürmer umtauschen.

Korrelationen können aber auch zu monströsen Bildungen führen, besonders dann, wenn keine Regeneration eintritt. So vergrößert sich nach Entfernung einer Niere oder eines Hodens beim Kaninchen das gleichwertige Organ der Gegenseite. Bei alten Salamandern vergrößern sich Hinterbeine und Schwanz nach Entfernung der Vorderbeine. Die Korrelationen führen in diesen Fällen zu günstigen Bedingungen für die Ausübung der durch den Verlust gehemmten Verrichtungen. Die verschiedenen Teile des Tierkörpers sind aber keineswegs derartig miteinander verknüpft, daß bei einer Störung stets ein zweckmäßiges Resultat zustande kommt. Am schlagendsten zeigen dies die bereits angeführten Mehrfachbildungen. Wenn aus jeder Schnittfläche alle distalen Teile hervorsprossen, so daß es zu einer Ausbildung von ein oder mehr überzähligen Anhängen kommt, so sind diese dem Tiere bloß lästig und in seinen Bewegungen hinderlich. Durch vielfache Verletzungen könnten Polypen mit 8 Kopf- und 6 Schwanzenden, Planarien mit mehreren Köpfen und Schwänzen, Frösche mit 6 Hinterbeinen künstlich hergestellt werden. In der Natur fanden sich Eidechsen mit 7 Schwanzspitzen, deren regenerativer Ursprung ebenfalls durch Versuche bestätigt werden konnte. Als der geschickteste Operateur in dieser Beziehung ist G. Tornier zu nennen. Vielleicht noch mehr als durch die überzähligen, aus Wundflächen hervorsprossenden Gebilde wird die Unabhängigkeit der regenerativen Potenzen von einer den ganzen Körper regulierenden Macht in den Transplantationsversuchen offenbar, bei welchen auf ein anderes Tier überpflanzte Anlagen sich unabhängig vom neuen Standorte zu jenem Teile ausbilden, den sie sonst geliefert hätten. Diese Versuche sollen

aber erst gelegentlich Besprechung der Transplantation ausführlicher behandelt werden.

Mehrfach ist der Gedanke ausgesprochen worden, daß die Korrelation und das Regenerationsvermögen überhaupt vom Nervensysteme abhängig sei. Demgegenüber muß ich bemerken, daß die Scherenumkehr auch nach Durchtrennung der zu den Scheren laufenden Nerven vor sich geht und andererseits die Mehrfachbildungen trotz Nervenverbindung unzweckmäßige Gebilde darstellen. Auch kann in diesem Zusammenhange daran erinnert werden, daß polare Heteromorphosen auch bei Vorhandensein kontinuierlicher Nervenbahnen bei den niederen Tieren entstehen. Die Regionen, Gewebe und sonstigen Teile der Tiere erhalten also ihre regenerativen Potenzen nicht von bestimmten regulatorischen Zentren her, sondern tragen dieselben in sich. Ebensowenig als andere korrelierte Körperteile haben äußere Faktoren eine entscheidende Stimme für das Eintreten und den Ablauf der Regeneration, wenngleich sie — wie bei den Polypen das Licht — für die Annahme gerade einer bestimmten Gestalt oder — wie bei allen Tieren die Wärme — für die Beschleunigung des Vorganges wesentlich sein können. Jedem nicht totipotenten Tierstücke kommen nur ganz bestimmte, von der Korrelation mit den übrigen Teilen oder von der äußeren Umgebung in hohem Grade unabhängige Potenzen zu, die wir am besten der eigenartigen chemischen Beschaffenheit jedes solchen Stückes zuschreiben. Wenigstens erfüllt diese Annahme alle Bedingungen, die wir zur Klarmachung dieses Verhaltens stellen müssen. Ich könnte nun ein systematisches Verzeichnis aller jener Potenzen aufführen, die jeder Tierart in jedem Stadium und jedem Körperteile innewohnen, wie sie uns die in den letzten Jahren riesig angeschwollene experimentelle Literatur kennen gelehrt hat, fürchte aber, damit nur den Leser zu ermüden, und verweise daher auf meine Experimentalzoologie (Wien und Leipzig, F. Deuticke), deren erster Band (Embryogenese 1907) die Eipotenzen, deren zweiter (Regeneration 1909) die regenerativen Potenzen der ausgeschlüpften Tiere behandelt.

Theorie.

Die bloße Aneinanderreihung der Versuchsresultate würde noch keine Einsicht in das Wesen der Erscheinung vermitteln, auch wenn ich bloß in Kürze das Wichtigste herausheben würde. Daher möchte ich lieber gleich zu jenen Gesichtspunkten übergehen, welche eine Erklärung der Regeneration zu liefern geeignet erscheinen, indem die bereits angeführten Beispiele benützt und gelegentlich erweitert werden. Wie bereits angedeutet wurde, haben einige Forscher, vor allem Lessona, Weismann und Bordage, die Entstehung der Regeneration durch Selektion zu veranschaulichen gesucht. Nach dieser Theorie sollen leicht gebrechliche, Feinden ausgesetzte Tiere oder Tierteile besonders der Regeneration benötigt haben, und solche Tiere, welche mit einem kleinen Überschusse an Anlagen ausgestattet waren, daraus für den Kampf ums Dasein einen großen Gewinn gezogen haben. Diese Exemplare gelangten nämlich vorwiegend zur Fortpflanzung, während die anderen verstümmelten, zum Ersatz unfähig, zugrunde gingen. Eltern, welche solche Reserveanlagen getragen hatten, gaben nun Kinder, die selbst wieder solche besaßen, und zwar bald in

etwas geringerem, bald aber auch in etwas höherem Grade. Es erhielten sich nun wieder bloß die letzteren, und so steigerte sich allmählich die Fähigkeit bis zur Ausbildung einer vollkommenen Regeneration. Als Stützen für diese Anwendung der Selektionstheorie auf die Regeneration, deren erste Anlage damit von vornherein unaufgeklärt bleibt, werden die autotomierenden Tiere als beste Regeneratoren, das Fehlen der Regeneration bei einer Reihe vor Feinden geschützter Tierarten, deren Verwandte regenerieren, und die Regenerationsunfähigkeit innerer Organe angeführt. Es sollen demnach Tiere, welche Autotomie an bestimmten präformierten Stellen ausgesetzt sind, im Anschlusse an diese Autotomie die Regeneration erworben oder doch gesteigert haben. Wie wir bereits gesehen, stimmt aber die Annahme, als ob gerade an den Autotomiestellen und nicht auch anderswo Regeneration auftreten würde, mit den Tatsachen nicht überein. Sowohl distal als proximal der Autotomiestelle entfernte Gliedmaßen regenerieren ja bei Krebsen und Insekten und in einigen Fällen tritt nach Autotomie keine Regeneration ein, wie bei den Schnaken, Weberknechten, Springbeinen der Heupferde. Das letzte Beispiel ist besonders eklatant: während die beiden nicht autotomierenden vorderen Beinpaare dieser Heuschrecken an der Larve amputiert wieder hervorkommen, fehlt gerade den Hinterbeinen, die zum Springen besonders eingerichtet sind, wenn sie durch Autotomie entfernt werden, jede Regeneration. Gerade wenn sie gänzlich vom Körper entfernt werden, treten nun auch bei ihnen Regenerate auf. Die Ursache für dieses Verhalten liegt in der bei der Autotomie erfolgenden punktförmigen Zusammenziehung der Wunde, welche alsbald fest verwächst und den Dürchtritt des starken Sprungbeines durch die enge präformierte Bruchstelle verhindert. Im Gegensatze zu ihren Verwandten, den übrigen Vögeln, sollten ferner die Kampfhähne, Störche, Spechte und Papageien, welche, sei es zu Kämpfen um das Weibchen, sei es beim Klettern, die Schnäbel oft beschädigen, in den Besitz seiner Regenerationsfähigkeit gekommen sein. Allein auch die Enten und Gänse, Sperlingsvögel u. a. regenerieren die abgeschnittenen Schnabelspitzen. Die Geringfügigkeit der Regeneration beim Grottenolme ist, wie bereits erwähnt, ganz irrtümlich auf die Abwesenheit von Feinden in den von ihm bewohnten Höhlen geschoben worden, in Wirklichkeit bloß eine Wirkung der Kälte. Innere Organe endlich regenerieren in einer großen Anzahl von Fällen, es sei an die Milz und Lunge der Amphibien erinnert.

Nach der Selektionstheorie müßte man erwarten, daß rudimentäre Organe schlecht regenerieren, da ihre Erhaltung für das Tier von keinem Vorteil sein kann. Auch diese Folgerung konnte nicht erwiesen werden, da in Versuchen T. H. Morgans an den Beinen der Einsiedlerkrebse die in der Schneckenschale verborgenen, rudimentären ebenso regenerierten wie die nicht verborgenen, beim Gehen tätigen. Auch noch in vielen anderen Beziehungen läßt sich nicht recht begreifen, wie die beobachteten Erscheinungen mit einer Selektion in Zusammenhang stehen sollten. Warum wurde bei den warmblütigen Wirbeltieren, die doch oft den Verlust von Beinen oder Augen zu beklagen haben, keine Regeneration für diese Teile eingerichtet? Warum sind überhaupt die höheren

Tiere im Besitze geringerer regenerativer Potenzen als die niedrigen? Wenn wirklich die Regeneration erst in besonderen Fällen als Anpassung an Verluste entstanden ist, würden wir nicht erwarten können, unter den niederen Tieren noch solche ohne derartige Anpassungen anzutreffen? Aber gerade das Gegenteil ist der Fall: je weiter wir in dem Verwandtschaftssysteme der Tiere hinabsteigen, je einfacher, undifferenzierter ihr Bau, um so größer das Regenerationsvermögen, und umgekehrt, je komplizierter und differenzierter der Bau wird, um so mehr erlischt das Regenerationsvermögen. So regenerieren die Urtiere noch aus jedem ein Zellfragment enthaltenden Teilchen, die Pflanzentiere, Würmer, Strahltiere und Manteltiere wachsen noch mehrfach entzweigeschnitten zu ebensoviel Exemplaren heran, die Gliederfüßer, Weichtiere, Fische und Amphibien können noch unter Umständen Körperanhänge und Sinnesorgane ganz wiederherstellen, die Reptilien ersetzen nur mehr den entfernten Schwanz unvollständig, nämlich ohne das innere Skelett, und die Kieferspitzen, nicht aber Gliedmaßen oder Augen, die Vögel regenerieren bloß die Schnabelspitze, die Säugetiere bringen es nur zu stummelartigen Auswüchsen, wenn wir immer von der Ausbesserung von Gewebsdefekten absehen.

Die unvollständig verlaufende Regeneration des Eidechsenschwanzes ist ebenfalls im Sinne der Selektionstheorie verwendet worden: es sollen nämlich die für die Regeneration bestimmten Reservekeime in solchen Fällen noch nicht die volle Differenzierungshöhe erreicht haben, gewissermaßen „nachhinken“. Dazu kommt noch, daß die regenerierte Schwanzbekleidung vieler Arten mit Schuppen besetzt ist, welche jenen an den normalen Schwänzen niedrigerer Verwandten ähnlich sind. Solche Anklänge an niedrigere Formen kommen bei Regeneraten auch sonst vor, so regenerieren viele fünfgliedrige Geradeflügler ihre Beine mit bloß 4 Gliedern, und die niedrigsten, fossil bekannten Verwandten dieser Gruppe besaßen normalerweise bloß 4 Glieder. Auch bei den Regeneraten von Krebsscheren finden sich vielfach Anklänge an niedrigere Verwandte der betreffenden Arten. Diese scheinbaren Rückschläge oder Atavismen erklären sich aber weit ungezwungener als es die „nachhinkenden Keime“ vermöchten, aus dem biogenetischen Grundgesetze, dessen Anwendung auf die Regenerationslehre zuerst Fritz Müller versuchte. Das biogenetische Grundgesetz besagt, daß bei der Entwicklung eines Tieres Stufen durchlaufen werden, die an seine Vorfahrenreihe erinnern. (Vgl. Artikel H. Spemann.) In ähnlicher Weise kann man nun annehmen, daß auch bei der Wiedererzeugung, die eine zweitmalige Entwicklung darstellt, Stufen auftreten, welche denen in der erstmaligen Entwicklung analog auch Vorfahren ähnlich sein werden. Damit steht zugleich im Einklange, daß bei der Weiterentwicklung des Regenerates öfters die ursprüngliche Entwicklungshöhe doch wieder erreicht wird. Eine solche vorübergehende Ähnlichkeit weisen die ersten Regenerationsstadien des dritten Kieferfußes bei den von langschwänzigen Krebsen abstammenden Krabben mit den bleibenden Kieferfüßen der genannten Krebse auf.

Der vorübergehende Charakter dieser Regeneratform ist deshalb von besonderem Interesse, weil in der erstmaligen Entwicklung der Krabben gegenwärtig

das Stadium, welches in den Kieferfüßen an Langschwanzkrebse erinnert, unterdrückt ist. Es gibt uns also die Regeneration ein Mittel an die Hand, solche Ungenauigkeiten in der Wiederholung von Vorfahrenstufen nachzuweisen und sonst verlorene Ahnencharaktere wieder zu veranschaulichen. Ein zweites solches Beispiel liefert das Knieglied (patella) des regenerierenden Beines der Gottesanbeterin, welches sonst bei den Insekten unterdrückt, bei allen übrigen Gliederfüßern aber stets vorhanden ist. Man darf jedoch hier nicht an ein wirkliches Wiederauftreten abgegrenzter Keime von Ahnen denken, denn die regenerierenden Teile besitzen durchweg die Individualeigenschaften ihres Trägers selbst dann, wenn sie im allgemeinen auf niedrigerer Stufe stehengeblieben waren. So konnte ich an den als kleinere Scheren nachwachsenden ehemals großen Scheren der heterochelen Krebse alle kleinsten Merkmale wiedererkennen, die früher die inzwischen zur großen Schere heranwachsende ursprünglich kleine Schere gezeigt hatte. Noch weit verfehlter war es, die bleibenden Heteromorphosen, wie die an Stelle eines Auges getretenen Fühler stiläugiger Krebse als Atavismus anzusehen. Denn, selbst wenn man die ja auch schon früher verfochtene Theorie gelten lassen will, daß die Augen ursprünglich Gliedmaßen gewesen seien, so ist es doch ausgeschlossen, daß zu jener Zeit die Fühler eines jeden Krebsvorfahren ebenso ausgesehen hätten, wie es die Fühler jeder Krebsart jetzt tun. Die heteromorphen Regenerate an Stelle der Augen gleichen aber in allen Gliedern, die sie überhaupt ausbilden, stets ganz den Fühlern eben jener Krebsart, an der sie durch Regeneration entstehen, nicht irgend einer verallgemeinerten Form, wie sie die Vorfahren gehabt haben könnten.

Unbefriedigt von den Anwendungen der Selektionstheorie haben sich einige Forscher, namentlich Driesch, wieder eine Anschauung gebildet, nach der die Regulationsprozesse als Zweckmäßigkeiten ebensowenig wie die zweckmäßige Handlungsfähigkeit der Tiere auf die gleichen Ursachen wie anorganische Vorgänge zurückzuführen seien. Ehe man eine so einschneidende Trennung zwischen organischer und anorganischer Welt vornimmt, dürfte es sich jedoch empfehlen, zuzusehen, ob nicht doch eine Theorie der Regeneration möglich ist, die von allen ihren Erscheinungen uns ein befriedigendes Bild gibt, ohne sich anderer Anschauungen zu bedienen, als auch in Physik und Chemie, vor allem in den allgemeinen Wirkungsverhältnissen der uns bekannten Kräfte, der Energetik, zu richtigen Folgerungen geführt haben.

Suchen wir zunächst die Regeneration, überall, wo wir sie antreffen, sei es nun im Tierreiche oder im Pflanzenreiche oder endlich bei den Kristallen, mit einer anderen Eigenschaft in Beziehung zu bringen, welche denselben Gruppen von Naturgegenständen gemeinsam ist, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß bloß das Wachstum in Betracht kommt. Gerade die Kristalle, Pflanzen und Tiere haben die Eigenschaft gemeinsam, ihre Masse unter Ausbildung besonderer, nach ihrer chemischen Beschaffenheit wechselnder Formen zu vergrößern. Zurückkehrend zu dieser trivialen, aber lange Zeit vernachlässigten Erfahrung, will ich es nun versuchen, das Bild einer Wachstumstheorie der Regeneration zu entwerfen. Der erste Satz derselben lautet: Wo das Wachstum er-

loschen ist, tritt auch keine Regeneration mehr auf. Um diesen Satz zu beweisen, müssen wir zunächst das Tierreich daraufhin untersuchen, wann ein Erlöschen des Wachstums vorkommt. Die niederen Tierformen wachsen im ganzen zeitlebens, so daß eigentlich eine bestimmte Größengrenze für eine Art gar nicht gegeben werden kann; die gewöhnlich angegebenen Größen für solche Tiere sind auf ein durchschnittlich erreichtes Alter zu beziehen, diese „arterwachsene" Größe ist aber nicht die „enderwachsene". Bloß die höheren Gliederfüßer und die warmblütigen Wirbeltiere erreichen mit der Zeit eine bestimmte Größe, von der an sie ihr Längenwachstum wenigstens ganz einstellen. Stets sehen wir nun ein Erlöschen der Regeneration, sobald die Altersgrenze erreicht ist, an der das Wachstum stehen bleibt. Am klarsten lassen sich die Verhältnisse bei den Gliederfüßern überblicken. Diese haben die bereits erwähnte Eigenschaft, von Zeit zu Zeit ihre Haut im ganzen abzuwerfen, und eine Vergrößerung des Tieres wird erst mit jeder Häutung sichtbar. Die niedersten Gliederfüßer nun, die Krebse, wechseln auch noch nach Erreichung der Geschlechtsreife die Haut, wobei sie wachsen und zugleich zu regenerieren vermögen. Bloß bei einigen Formen, z. B. den Zyklopiden, scheint die Häutungsfähigkeit nach der Geschlechtsreife geschwunden und damit auch die Regeneration. Ein Gleiches gilt dann für die Spinnen, weshalb auch die zu ihnen gehörigen Weberknechte selbst nach der so leicht erfolgenden Autotomie ihre Beine nicht mehr ersetzen. Bei den Insekten hört mit Erreichung des verwandelten oder Imaginalzustandes jedes Längenwachstum auf, und die Insektenimagines sind daher außerstande, selbst leicht autotomierende Gliedmaßen, wie die Beine der Schnaken oder der Heupferde, wiederzuerzeugen. Sehr lehrreich ist die kleine ungeflügelte Stammgruppe der Insekten, der Apterygogeneen, weil sie keine Verwandlung durchmachen, sich auch nach der Geschlechtsreife zu häuten und dementsprechend tatsächlich Gliedmaßen zu regenerieren vermögen. Es muß bemerkt werden, daß auch die Imagos der Insekten Gewebsdefekte, z. B. kleine Hautwunden, auszubessern vermögen, und daß ganz kurz nach der Verwandlung die noch nicht erhärteten Flügel, ausgerissen, in manchen Fällen wiedererscheinen, z. B. bei der Stubenfliege und beim Mehlkäfer. Die Flügel sind bekanntlich als einfache Hautausstülpungen zu betrachten.

Die fortdauernde Regenerationsfähigkeit des Hautgewebes braucht uns deshalb nicht zu verwundern, weil wir ein Gleiches bei den warmblütigen Wirbeltieren sehen, die schon auf einer bestimmten Altersstufe ihr Längenwachstum abgeschlossen haben. So wachsen unsere Haare und Nägel fort und fort, und unsere Oberhaut ersetzt sich auch immerwährend. Diese physiologische Regeneration reicht nun völlig aus, um die Reparatur zu besorgen, wenn ein größerer Gewebsverlust eingetreten ist; sie zeigt uns an, daß die Wachstumsfähigkeit des Gewebes nicht erloschen ist. Es braucht also nicht das Wachstum im ganzen Körper auf einmal zu sistieren, sondern es bleibt die Teilungs- und damit Vermehrungsfähigkeit der Zellen gewisser Gewebe erhalten, während die Potenzen für die Ausbildung bestimmter Formen im Längenwachstume bereits erloschen sind. Ja, ein Glied eines Körpers kann noch imstande sein, sein

eigenes Längenwachstum zu vollenden, aber nicht mehr die Potenz besitzen, die distalen aus sich entstehen zu lassen. Dieses Verhältnis zeigen die Extremitäten der Warmblüter, während bei den geschwänzten Amphibien Beine noch prompt wiedererzeugt werden. Wir vermögen sogar, noch in die Analyse dieser Verschiedenheit etwas weiter einzudringen, wenn wir die Art und Weise untersuchen, auf welche die Entfaltung der Anlagen hier und dort vor sich geht. Die Lurche legen ungegliederte Knorpelstäbe in den sich entwickelnden Beinen an, die später in eine Anzahl Glieder zerfallen, welche nachträglich verknöchern; die höheren Wirbeltiere bilden zunächst für jedes Glied ein Verknöcherungszentrum, von dem aus nach beiden Richtungen die Ausbildung der Knochenform erfolgt. In ersterem Falle ist es begreiflich, daß nach Entfernung von Gliedern das zuletzt stehengebliebene wieder austreibt und wie das erste Mal in die Glieder zerfällt; im letzteren Falle aber sind mit der Entfernung der Glieder auch ihre Knochenzentren gänzlich entfernt, und das Fortwachsen des zuletzt stehengebliebenen ergibt bloß einen Knochenkegel, dem die Potenz zur Anlage neuer getrennter Knochenzentren ganz abgeht.

Wenn durch die Entfaltung der Anlagen bei den Tieren mit beschränkten Potenzen immer mehr Organe ausgebildet werden, denen nur bestimmte Potenzen mehr zukommen, so muß im Verlaufe der Entwicklung die Regenerationsfähigkeit immer mehr abnehmen. In der Tat spielt das Alter und die Entwicklungsstufe des Versuchstieres eine große Rolle bezüglich der Höhe, welche das Regenerat zu erreichen vermag, sowie bezüglich der Teile, welche überhaupt ersetzt werden können. Von den Eiern angefangen sinkt die Fähigkeit kontinuierlich, und die wenigen scheinbaren Ausnahmen können wir aus der mangelhaften Analogie der vorgenommenen Operation erklären, da die quere Durchtrennung eines Eies nicht dieselben Anlagen sondert, wie etwa die quere Durchtrennung einer weiterentwickelten Larve. Als Beispiel für die Parallele zwischen vorschreitender Entwicklung und sinkender Regenerationskraft seien die Frösche (*Rana*) angeführt: aus der Hälfte eines Eies kann noch ein ganzer Froschembryo erhalten werden, die jungen Larven vermögen noch Augen oder Extremitätenanlagen wiederzuerzeugen, größere wenigstens die Linse und die amputierten Hinterbeine, solange nicht eine gewisse Differenzierung derselben erreicht ist. Dann erlischt aber auch diese Fähigkeit, die Quappe, welcher nun die Vorderbeine wachsen, kann aber noch den Schwanz ersetzen, dem verwandelten Frosche fehlt die Regeneration der Extremitäten völlig. Auch beim Seeigel ist die Abnahme der regenerativen Potenzen von der ersten Entwicklung des Eies an verfolgt und festgestellt worden. Die Abnahme der Regeneration bei der fortschreitenden Entwicklung der Insekten hat zu vielen negativen Angaben Anlaß gegeben, wenn nämlich zu alte Larvenstufen als Versuchsobjekte herangezogen wurden. So konnte die geleugnete Regeneration der Fangbeine von Gottesanbeterinnen bei Aufzucht vom Ei an leicht an den jungen Larven nachgewiesen werden.

Wir vermögen nunmehr auch das Stehenbleiben der Regenerate auf bestimmten Stufen einzusehen; solche Erscheinungen treten dann auf, wenn die

erreichte Entwicklungshöhe des Tieres entweder dem Alter oder seiner systematischen Stellung nach ein allmähliches Erlöschen des Wachstums mit sich bringt. In dieser Beziehung ist es interessant, daß ganz junge Larven von Stabheuschrecken noch vor der ersten Häutung autotomierte Beine gelegentlich mit allen 5 Gliedern regenerieren, während sie später — wie oben angeführt — bloß 4 Glieder hervorbringen. Im allmählichen Erlöschen der regenerativen Potenzen durchläuft auch ein und dasselbe Tier in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien solche Zustände, wie sie die niedrigeren Verwandten noch im arterwachsenen Zustande beibehalten. Die Übereinstimmung ist oft eine sehr weitgehende, stets verliert die höhere Form früher eine bestimmte Potenz als die niedrigere. So vermögen die dem Frosche ähnlichen, aber weniger hochstehenden Krötenfrösche (*Pelobates*) und Unken (*Bombinator*) die Hintergliedmaßen noch auf späten Larvenstadien wiederzubilden, während der allerniedrigste Froschlurch, nämlich die Geburtshelferkröte (*Alytes*) sogar noch nach der Verwandlung die kurz vorher amputierten Beine wiedererhält. Je jünger also ein Tier und um so größer daher seine Wachstumsfähigkeit, je weniger differenziert und um so allgemeiner daher in seinen Bildungspotenzen, um so leichter und vollständiger geht die Regeneration vonstatten. Soll der frühere Zustand des entfernten Organes wieder in seiner verhältnismäßigen Größe zum Ganzen erreicht werden, so muß das regenerative Wachstum schneller erfolgen als das sonstige; wir formulieren daher den zweiten Satz unserer Wachstumstheorie dahin: Die akzidentelle Regeneration ist eine Beschleunigung der normalerweise vor sich gehenden Wachstumsprozesse.

Schon Jordan hatte bemerkt, daß bei der Regeneration der Kristalle in der Richtung der Verletzung eine Beschleunigung des Wachstums statthaben muß, damit es zur Wiederherstellung des Verlorenen kommen kann. Spätere Autoren waren der Ansicht, daß es sich beim Kristalle bloß um ein Wachstum handelt, das an allen Stellen des Kristalles mit gleicher Geschwindigkeit vor sich geht. Es ist aber leicht, sich durch eine einfache Skizze zu überzeugen, daß ein solcher Vorgang gerade eine Vergrößerung der künstlich angelegten Fläche, keineswegs aber eine Wiederherstellung der Ganzform mit sich bringen könnte. Es ist nun die Frage, warum an den Verletzungsstellen, sei es beim Kristalle, sei es beim Tiere, eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit stattfindet? Erinnern wir uns daran, daß die Regeneration in hohem Grade von dem Einflusse des Ganzen, den Nervenverbindungen, den äußeren Einflüssen, unabhängig ist, so scheint es auf den ersten Blick rätselhaft, wieso es zur Auslösung dieser Wachstumsgeschwindigkeit kommen kann, die in der Regel gerade so weit geht, um das Verlorene wieder in der richtigen Masse erstehen zu lassen. Es macht den Eindruck, als ob gerade das Abwesende einen bestimmenden Einfluß hätte. Dieses Paradoxon verschwindet aber, wenn wir den Verlust eines Teiles als Störung eines Gleichgewichtes betrachten, das zwischen den in einer Form wirksamen Kräften vorhanden ist, solange keine Änderung in der Form stattfindet.

Denken wir an eine Wage, deren Gleichgewicht durch einen Stoß vorübergehend gestört wird, so kehrt sie automatisch wieder in den früheren Zustand

zurück, und ein Gleiches sehen wir an dem Flüssigkeitsstande in den beiden Schenkeln einer U-Röhre. Entfernen wir das Wasser aus dem einen Schenkel, so strömt aus dem anderen so lange wieder Wasser nach, bis wieder das Niveau in beiden Schenkeln gleich hoch steht.

Entziehen wir einem von zwei miteinander verbundenen, gleichwarmen Räumen eine gewisse Wärmemenge, so wird dem also abgekühlten von dem anderen Wärme so lange abgegeben werden, bis wieder ein Wärmegleichgewicht herrscht, gewissermaßen ein gleiches Wärmeniveau in beiden Räumen hergestellt ist. Auch ein Kristall befindet sich nach Ausbildung aller seiner Flächen in einem Gleichgewichte mit der gesättigten Nährlösung. Da die Flächen des Kristalles in diesem Gleichgewichtszustande verschieden weit vom Zentrum abstehen, so müssen innere Kräfte des Kristalles vorhanden sein, welche dem Oberflächenspannungsdrucke, der eine Abrundung des Kristalles zur Kugel anstrebt, entgegenwirken. Es sind dies eben die in verschiedenen Richtungen verschieden großen Wachstumskräfte oder Richtkräfte. Wird nun durch Entnahme eines Teiles das Gleichgewicht gestört, so muß an der Bruchfläche der Oberflächenspannungsdruck sinken, die Richtkraft findet an dieser Stelle einen geringeren Widerstand und wird daher eine größere Wirkung ausüben. Es strömt gewissermaßen von einem höheren Formbildungsniveau eine formbildende Energie zum niedrigeren Formbildungsniveau über. Wir können, ohne auf die Natur der formbildenden Kräfte näher eingehen zu müssen, diese Betrachtungsweise auf die Lebewesen ausdehnen und kommen damit zu dem dritten Satze der Wachstumstheorie: Die Regeneration ist eine Folge der Störung des inneren Formgleichgewichtes, indem nach allgemeinen energetischen Gesetzen ein Abfluß der Formbildungsenergien vom höheren zum niedrigeren Niveau der Formbildung stattfindet. Wenn diese Übertragung richtig ist, so ergeben sich daraus für den Geschwindigkeitsablauf der Regeneration noch mehrere Regeln, die auf ihre Übereinstimmung mit den Tatsachen geprüft werden können.

Zunächst ist es ein allgemeines Gesetz, ob wir nun die Flüssigkeitsniveaus, die Temperaturgrade oder andere Niveaudifferenzen heranziehen, daß die Geschwindigkeit der Ausgleichsbewegung mit der Größe der Differenz zunimmt. Eine Wassersäule größerer Höhe wird aus dem einen Schenkel der U-Röhre mit größerer Geschwindigkeit in den anderen hinaufsteigen, ein heißerer Körper mit größerer Geschwindigkeit Wärme abgeben und ein Kristall nach größerem Verluste sich rascher regenerieren als nach geringerem. Die ganz analogen Verhältnisse wurden nun auch bei den Lebewesen gefunden, haben aber daselbst das größte Erstaunen hervorgerufen. Ein ganzer abgebrochener Seesternarm wird rascher regeneriert als eine Armspitze; mehrere Arme eines Schlangensternes oder Scheren und Beine eines Krebses sprossen rascher hervor als ein einziger Anhang.

Da die Differenz im Niveau mit dem Ablaufe des Ausgleichsprozesses stets abnimmt, so ergibt sich als Folgerung der vorhergehenden Regel, daß die Ausgleichsprozesse anfangs rascher, dann immer langsamer verlaufen müssen, bis bei Erreichung einer Niveaugleiche jede Beschleunigung aufhört. Wieder fin-

den wir diese Schlußfolgerung im Tierreiche bestätigt, indem die Regenerate anfänglich eine große, später eine immer geringere Beschleunigung gegenüber dem normalen Wachstum aufweisen, wovon ich selbst durch Messungen an Krabben und Gottesanbeterinnen mich überzeugte, um endlich gerade bei Erreichung der richtigen Proportionalität auf die Geschwindigkeit des normalen Wachstums selbst herabzusinken. Weiterhin kann hervorgehoben werden, daß in unseren anorganischen Beispielen das neue Gleichgewicht, welches auf die mit Entfernung von Stoff oder Energie verbundene Störung wiedererreicht wurde, mit einem geringeren Niveau vorlieb nehmen mußte entsprechend dem Gesetze von der Erhaltung der Masse und der Energie. Wird nun einer wachsenden Form keine Nahrung zugeführt, so kann die Erreichung der Ganzform nach Verstümmelung bloß auf Kosten der übriggebliebenen Teile erfolgen. Es kommt daher zu einer Verkleinerung des Ganzen, der Erscheinung der „Morphallaxis". Man hat es als auffällig bezeichnet, daß die Wiederherstellung der Ganzform auf verschiedenen Wegen, manchmal durch einfache Sprossung oder echte Regeneration, manchmal nach Einschmelzung des ganzen Körpers als Morphallaxis vor sich zu gehen vermag. Im Einklange mit der hier entwickelten Wachstumstheorie stellt sich die Morphallaxis als Wiederherstellung des Niveaus der Formbildung nach besonders starkem allgemeinen Niveaufalle dar. Ferner sollte die Morphallaxis eine den Kristallen unerreichbare Errungenschaft der Organismen sein. Versuche an Kristallen, welche in einen quellbaren Zustand übergehen können, nämlich solchen vom Pferdeblutfarbstoff (Hämoglobin), haben jedoch gezeigt, daß dieser Unterschied kein durchgreifender ist. Diese quellbaren Kristalle sind nämlich ebenfalls imstande, aus Bruchstücken wieder ganze Kristallformen ohne Hinzuziehung neuen Nährmateriales auszubilden. Ebensowenig stichhaltig sind die übrigen gegen die Analogie der Kristallregeneration mit jener der Lebewesen vorgebrachten Gründe. Vor Kenntnis von fließendweichen und flüssigen Kristallen wurde das Wachstum durch Apposition bei den Kristallen dem Wachstum durch Intussuszeption bei den Lebewesen gerne entgegengestellt. Der einzige große Unterschied besteht jedoch nur in der größeren Kompliziertheit, der Zusammensetzung aus verschiedenen chemischen Stoffen, welche neben dem verschiedengerichteten Wachstum der Organismen auch noch eine Differenzierung verleihen. Dieses Problem der Differenzierung ist ein und dasselbe beim erstmaligen Wachstume wie bei der Regeneration der Lebewesen. Es ist nicht Sache eines Aufsatzes über Regeneration, auf die Ursachen des Wachstums und der Differenzierung überhaupt einzugehen. Das Ergebnis der vorgebrachten Forschungen im Lichte der Wachstumstheorie der Regeneration ist die Erkenntnis, daß gerade die Erscheinungen der Regeneration keine Ausnahmsgesetze von den in der anorganischen Welt uns bekannten Ursachen und Wirkungen erheischen. Einst schrieb man der Natur eine Angst vor der Leere, „horror vacui", zu, weil man das Wasser in den leeren artesischen Brunnen emporsteigen sah; diese Abscheu hat sich aber später als eine Folge des Luftdruckes erwiesen, der auch nur einer bestimmten Wassersäule das Gleichgewicht zu halten vermochte. Ebenso wollte man jetzt

von mancher Seite den Lebewesen einen Abscheu vor der Unfertigkeit zuschreiben, aber wir haben versucht, mit den Gleichgewichtsgesetzen auszukommen, und ich glaube, daß diese kausalen Vorstellungen auch auf diesem Gebiete die automatischen Einstellungen der Natur besser erklären, als die Wiedereinführung der längst von den Physikern und Chemikern verpönten Zweckursachen.

II. Transplantation.

Definitionen, Geschichte.

Wie bei der künstlichen Zerteilung von Tieren durch die Regeneration aus einem Exemplare mehrere gemacht werden können, so kann auch umgekehrt durch Verheilung zusammengebrachter Teile verschiedener Tierexemplare aus mehreren Tieren eines erhalten werden. Indem man diesen Vorgang mit der allbekannten Pfropfung im Pflanzenreiche verglich, wurde hierfür im Tierreiche der Name Transplantation (lat. trans = hinüber, plantare = pflanzen) oder Überpflanzung eingeführt. Handelt es sich um die Überpflanzung eines kleinen Stückes des einen Tieres auf das fast unversehrt gebliebene andere, so wird auch das letztere als Stock, das erstere als Pfropfreis bezeichnet. Im allgemeinen und namentlich, wenn die verwendeten Teile sich nicht durch wesentliche Größenunterschiede voneinander unterscheiden, spricht man von den Komponenten (lat. componere = zusammensetzen) der Transplantation. Die indische Sage schreibt dem Mungos, einem schlangenvertilgenden Raubtiere, unter anderen wunderbaren Fähigkeiten auch die Kenntnis der Transplantation zu. Danach soll es von den Schlangen Kopf und Schwanz nicht verzehren, sondern wieder aneinanderlegen und mit einem wundertätigen Blatte die Wundstelle bedecken. Kopf und Schwanz der Schlange sollen nun verwachsen und das Mittelstück regenerieren, so daß dem Mungos der Vorrat an Schlangen nicht ausgehe. Einstens belauschte ein Inder das Tierchen bei seinem sonderbaren Beginnen, versah sich mit dem Blatte und erprobte seine Wunderkraft an allerlei Getier, das er köpfte und wieder verheilte. Endlich bat er seine Frau, ihm selbst den Kopf abzuschlagen, um zu erproben, ob das Blatt auch beim Menschen seine Wirkung tue. Aber angesichts des strömenden Blutes verlor die Frau jede Fassung, und anstatt das Blatt aufzulegen, lief sie um Hilfe. Da verblutete der Inder, und mit ihm ging wieder das Geheimnis des Mungos für die Menschheit verloren. Soweit die indische Sage. Wir würden eine Transplantation, wie diese, wenn sie möglich wäre, als autoplastische (griech. αὐτός = selbst, πλάσσω = bilde) bezeichnen, weil es sich um die Bildung eines Wesens aus Teilen handelt, die dem Exemplare selbst bereits früher angehört hatten. Dann unterscheiden wir davon eine homoplastische (griech. ὅμοιος = ähnlich, πλάσσω = bilde) Transplantation, deren Komponenten zwar nicht demselben Exemplare, wohl aber einem ähnlichen, nämlich einem solchen derselben Tierart oder Spezies, angehört hatten. Eine dritte Gruppe bilden endlich die heteroplastischen (griech. ἕτερος = verschieden, πλάσσω = bilde) Transplantationen, deren Komponenten artlich verschiedenen Tieren entnommen worden waren. Als Beispiele für autoplastische Transplantation sei die Verwendung des Armes eines Menschen zur Entnahme von Material als Ersatz für eine verlorene Nase desselben Men-

schen und das Wiederanwachsen eines Eidechsenauges nach dessen Abtrennung vom Körper angeführt. Homoplastische Transplantationen werden am meisten ausgeführt, namentlich von einem Menschen auf den anderen in der medizinischen Praxis, da es meist bequemer ist, zum Ersatze verlorener Partien von einem anderen Individuum Haut- und Fleischstücke heranzuziehen. Sie gelingen nicht wesentlich schwerer als autoplastische, wogegen heteroplastische mit ziemlichen Schwierigkeiten zu kämpfen haben. Doch ist es im Laufe der letzten 20 Jahre gelungen, auch solche bei verschiedenen Tierklassen, so den Würmern, Insekten und Amphibien, mit vollem Erfolge durchzuführen.

Außer der geringen Neigung artfremder Komponenten, überhaupt zusammenzuwachsen, pflegt ein weiterer Übelstand der heteroplastischen Transplantate darin aufzutreten, daß die Vereinigung, selbst wenn sie anscheinend bereits gelungen war, keine dauernde bleibt. Sehr oft trennen sich nämlich die Komponenten später wieder voneinander und regenerieren zu ganzen Tieren, deren jedes dann nur aus Geweben je einer Art zusammengesetzt ist. Dieser vorübergehende Erfolg wurde unter anderem bei den verschiedengefärbten Arten der Süßwasserpolypen (*Hydra*) beobachtet. Aber auch bei der Aufpfropfung von kleinen Hautstücken eines Exemplares derselben Tierart, aber anderer Hautfarbe kommt es oft zur Abstoßung des Pfropfreises, namentlich bei den Warmblütern, oder das Pfropfreis wird allmählich vom Stockgewebe durchwachsen. Solche Zustände haben oft vorgetäuscht, als ob das Gewebe des Pfropfreises selbst seine Farbe dem Stock entsprechend verändert hätte. Eine weitere Ursache für die Verhinderung dauernder Transplantation gibt die Regulationsfähigkeit der niederen Tiere, z. B. werden in abnormer Stellung eingepflanzte Arme (Tentakel) bei Polypen leicht wieder eingeschmolzen. Bei den Warmblütern sind transplantierte Stücke hingegen der Gefahr ausgesetzt, daß sie als Fremdkörper behandelt, entweder eingekapselt oder von eigenen, im Blute zirkulierenden Zellen, den Phagozyten (griech. φάγω = esse, ζύτος = Zelle) allmählich verzehrt werden. Bei dauernden Vereinigungen wachsen die Komponenten weiter, und entsprechend einer reichlicheren Versorgung mit Blutzufluß können dann Pfropfreiser eine über das Normale hinausgehende Größe erreichen.

In bezug auf die gegenseitige Stellung der Komponenten können wir als harmonisch zusammengesetzte Transplantate solche bezeichnen, welche ein ganzes Tierexemplar mit allen seinen Teilen in richtiger Zuordnung, nicht mehr und nicht weniger, darstellen, und als unharmonische alle anderen, die den genannten Bedingungen nicht entsprechen.

Harmonische Transplantationen sind unter Umständen sehr leicht zu erreichen. Ohne jedes Bindemittel können solche beim Haarsterne (*Antedon*) vorgenommen werden. Diese Stachelhäuter besitzen eine die Eingeweide samt Mund und After bergende Zentralscheibe, die schon auf geringe Verletzungen hin autotomiert wird. Wird nun die autotomierte Scheibe eines Exemplares wieder an ihre alte Stelle in harmonischer Orientierung gebracht oder in analoger Stellung gegen eine ebenso autotomierte eines zweiten Antedon ausgetauscht, so schließen sich über die Scheibe kleine Tentakel, welche an dem

Grunde der Arme stehen, und pressen die Scheibe an den Boden des Kelches an. In längstens 8 Tagen ist die Verwachsung eine feste. Von heteroplastischen Transplantationen mit harmonischer Orientierung der Komponenten seien Regenwürmer erwähnt, die verschiedenen Spezies angehören. Hier werden die Exemplare quer an derselben Stelle entzweigeschnitten und dann je das Kopfstück der einen Art mit dem Schwanzstücke der anderen Art durch Nähte vereinigt. Wenn die Harmonie dadurch gestört wird, daß die Stücke nicht in richtiger Orientierung aneinandergenäht werden, sondern etwa das Vorderende des Kopfstückes an das Vorderende des Schwanzstückes, so gelingt die dauernde Vereinigung selten. Joest hat bei homoplastischer Transplantation aus zwei Regenwürmern einen Ring gemacht, der aber infolge der Unmöglichkeit, Nahrung aufzunehmen, nicht lebensfähig bleiben konnte, außer wenn schließlich sich an den Vereinigungsstellen eine Regeneration geltend machte, die zur Zerreißung des Ringes führte.

Wichtig für die Lebensfähigkeit der Komponenten, bis ihre dauernde Vereinigung oder wenigstens Verheilung eingetreten, ist das Alter der verwendeten Exemplare. Selbst bei relativ hochstehenden Formen wurde eine dauernde Vereinigung quer entzweigeschnittener Tiere erzielt, wenn Embryonen zur Verwendung gelangten. G. Born verwendete wohl zuerst diese Methode. Er entnahm Embryonen von Amphibien ihren Eihüllen und fixierte nach Entzweischneiden der Tiere je zwei Teilstücke dermaßen mit Silberdrähten aneinander, daß sie sich nicht bewegen und die aneinandergepreßten Wundflächen nicht auseinanderreißen konnten. Das Resultat waren dauernde Vereinigungen auch heteroplastischer Natur. Harmonisch zusammengesetzte Froschlarven, welche R. G. Harrison nach Borns Methode erhalten hatte, konnten sogar bis nach der Metamorphose aufgezogen werden und gaben das sonderbare Bild von Tieren, deren vorderer Abschnitt, Kopf und Hals, ganz einer Froschart, deren hinterer, Rumpf und Beine, ganz einer anderen Froschart ähnlich war. Analoge Ergebnisse erhielt Crampton, als er Puppen von Schmetterlingen entzweischnitt und die harmonische Vereinigung mittels erstarrendem Paraffin vollzog. Es schlüpften aus diesen Puppen Schmetterlinge, die nun zu einem Teile der einen, zum anderen Teile der zweiten Schmetterlingsart glichen. Oder er nahm auch männliche und weibliche Puppen derselben Art, bei der aber die Geschlechter sich stark durch Farbe, Größe und andere Merkmale auffallender Natur unterscheiden, und erhielt dann künstliche Scheinzwitter. Endlich gab es auch unharmonische Schmetterlinge, bei denen an das Schwanzende der einen Puppe der geköpfte Rumpf der anderen angeklebt worden war. Diese Vereinigung benannte Crampton „Tandem" nach der Ähnlichkeit mit den hintereinandersitzenden zwei Fahrern der Tandembicycles.

Verschmelzung. Die Fähigkeit, aus mehreren Exemplaren ein einziges Tier entstehen zu lassen, kommt nicht bloß nach künstlichen Eingriffen, sondern auch unter Bedingungen vor, wie sie in der freien Natur ebenfalls gegeben sein können. H. V. Wilson hatte beobachtet, daß Kieselschwämme unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen degenerieren, wobei die Zellen gewisser Regionen verschmel-

zen und undifferenzierte Massen bilden, denen jedoch die Möglichkeit gewahrt bleibt, von neuem zu Schwämmen auszuwachsen. Der genannte Forscher entfernte nun solche Zellpartien aus dem entdifferenzierten Schwamme und brachte sie außerhalb des Schwammkörpers durch Aneinanderdrücken zur Verschmelzung. Diese wiedervereinigten Stücke verbanden sich nun fest miteinander und wuchsen, unter günstige Bedingungen gebracht, zu neuen Schwämmen heran. Später zeigte sich, daß gar nicht erst die Degeneration herbeigeführt werden muß, sondern auch aus wohlentwickelten Schwämmen Zellen durch Auspressen der in kleine Stücke geschnittenen jungen Schwämme durch ein Tuch gesondert werden können, die sich wieder aneinanderschließen lassen, um ein harmonisches Resultat zu geben. Heteroplastische Transplantationen auf diese Art zu erhalten, mißlang. Die Vereinigung von zwei Schwammlarven derselben Spezies kommt auch außerhalb der eben beschriebenen Prozesse in der Natur vor und kann leicht erzielt werden, wenn die Schwammlarven auf einer bestimmten Entwicklungsstufe nahe aneinandergebracht werden. Dieses Entwicklungsstadium ist dadurch ausgezeichnet, daß eine bewimperte Außenschicht durch das bleibende, flache Gewebe ersetzt wird. Um viele Larven zu vereinigen, werden sie in Aushöhlungen von Paraffin, das auf einem Glase erstarrt ist, getrieben. In geringen Mengen verschmolzene Larven vermögen die Verwandlung zum Schwamme durchzumachen, die größeren Massen machten aber bloß vergebliche Versuche hierzu.

Ähnlich wie bei den Schwämmen konnten auch Stücke von einzelligen Urtieren, der *Pelomyxa*, zur Verschmelzung gebracht werden. An verzweigten Seewasserpolypen, *Campanularia*, sah J. Loeb nach Verletzungen die bereits gebildeten Polypen an den Seitenzweigen sich zurückbilden und in den Hauptstamm zurückfließen. Später konnten neue Polypen regenerieren. Bei den höheren Tieren führen wohl nur Verschmelzungen an Eiern und frühen Embryonalstadien zur Erzeugung eines Tieres aus zwei oder mehr Keimen. Bei manchen Arten ist die Verschmelzung von zwei Eiern geradezu das Gewöhnliche, so bei dem Süßwasserwurme *Lumbriculus*. Nicht selten kommt dies auch bei den Eiern des Pferdespulwurmes (*Ascaris megalocephala*) vor, wenn dieselben in der Kälte liegen. Ursache ist das Weichwerden der bei höherer Temperatur sehr harten Eischale, welche endlich unter dem Drucke anliegender Eier ganz plastisch werden kann und dann in Form einer Sanduhr beide Eier umschließt. Die experimentellen Untersuchungen Zur Strassens haben gezeigt, daß ein harmonischer Embryo doppelter Größe bloß dann gebildet wird, wenn die Eier verschmolzen, ehe die Furchung begonnen hatte. Später ist das Ergebnis ein unharmonisches. Hingegen lassen sich die Eier und Embryonen der Seeigel, welche aus ihren Hüllen durch kalkfreies Wasser befreit und unter Druck zum Zusammenkleben gebracht wurden, noch auf verhältnismäßig späten Altersstufen zu harmonischen Großbildungen heranziehen, dafür gilt aber die von H. Driesch aufgefundene Bedingung, daß die Orientierung der zur Verschmelzung gebrauchten Eier eine gleichsinnige sei. Andernfalls kommt es zu Mißbildungen, welche in der mehr minder durch die Vereinigung gehemmten, aber doch

weiter fortschreitenden Entwicklung eines jeden Organes jeder Komponente beruht, also Mehrfachbildungen liefert.

Im letzteren Falle sehen wir die Entstehung von Mißbildung durch Verschmelzung vor uns. Wahrscheinlich sind auch manche der in der Natur ab und zu aufgefundenen Monstra auf die gleiche Weise zu erklären. Dabei ist es durchaus nicht notwendig, daß zwei Eier im Spiele seien. Es kann vorkommen, daß durch äußere Insulten Teile des Embryos abgesprengt und nun an irgendeine Stelle wieder angedrückt werden. Bei dem großen Regenerationsvermögen der Embryonen ist nachträglich jene Stelle nicht mehr zu erkennen, der ein Teil ihrer Anlage abgesprengt wurde. Dieser abgesprengte Teil kann aber selbst seinen Potenzen gemäß sich weiterentwickeln. Namentlich dann, wenn die Stellung eines abnormen, überzähligen Gebildes ihre Entstehung aus einer unvollkommenen Spaltung unwahrscheinlich macht, werden wir an solche Keimesversprengung denken. Als konkrete Beispiele führe ich eine Mücke (*Dilophus tibialis*) an, deren rechtem Vorderschenkel ein Fühler aufsaß, während trotzdem Vorderschiene und Glieder völlig normal ausgebildet waren; dann einen Taschenkrebs, *Carcinus maenas*, an dessen linker Hinterleibsseite ein Schreitbein mit der Symmetrie der rechten Seite aufsaß. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß bei regenerationsfähigen Stadien auch später noch solche Versprengungen zustandekommen, ohne daß die Stelle, von der sie stammen, kenntlich bliebe. Ausgeschlossen ist der letztere Fall bei den höheren Wirbeltieren; es kommen aber auch hier und selbst beim Menschen sog. „Parasiten" vor, welche in Teilen von Embryonen bestehen, die einem sonst vollständigen Individuum anhaften. Ihrer Auffassung als Überrest eines zweiten Embryos begegnen die Schwierigkeiten, die wir gelegentlich der Regeneration besprochen haben. Die Anschauung der embryonalen Keimesversprengung, einer „Autotransplantation", eröffnet einen willkommenen Ausweg.

Wie die Natur von der Autotomie und Regeneration zur Ausstreuung von Keimprodukten Gebrauch macht, so verwendet sie regelmäßig eine Transplantation, um den Keimprodukten ihrer bevorzugten Lieblinge einen recht günstigen Nahrungszufluß zu sichern. Ich meine die Anheftung der Säugetiereier im Uterus, welche ebenfalls eine Autotransplantation, jedoch mit homoplastischen Komponenten darstellt. Das Zustandekommen dieser Einpflanzung ist noch nicht ganz aufgeklärt, doch haben die Versuche von Leo Loeb ergeben, daß auch Verletzungsreize jene Veränderung der Uteruswand auslösen, die zur Ausbildung der Dezidua (lat. decadere = abfallen) führt, jenes Uterusteiles, der nach der Geburt abfällt. Die Analogie mit einer künstlichen Transplantation ist auch dadurch gerechtfertigt, daß die Größe des heranwachsenden Embryos von dem Nahrungszufluß insofern abhängig ist, als bei Entfernung aller Embryonen bis auf einen, dieser eine sehr bedeutende Größe zu erreichen vermag, ebenso wie bei Einpflanzung eines Tierteiles an eine fremde, besser mit Blut versorgte Stelle das Pfropfreis eine abnormale Größe zu erreichen vermochte. Hingegen ist natürlich die Einpflanzung der Säugetierembryonen stets nur eine vorübergehende Vereinigung von Mutter und Kind. Hier mag noch

jener Verschmelzungsprozeß erwähnt werden, welcher zwischen den Eiern im Uterus der Erdsalamander vor sich geht und dazu führt, daß schließlich bloß eine sehr beschränkte Anzahl, ja beim Alpensalamander normalerweise bloß zwei zu Embryonen sich weiterentwickeln. Je mehr Eier zur Ernährung der übrigen zerfließen, um so besser und länger können die Embryonen im mütterlichen Körper ernährt werden, und um so besser ausgestattet erblicken sie das Licht der Welt (P. Kammerer).

Schließlich kann unter Verschmelzungsprozessen, welche in der Natur eine Rolle spielen, jener nicht unerwähnt bleiben, der im Tierreiche nirgends vermißt wird: die Verschmelzung der Keimprodukte von Ei und Spermatozoon (Samentierchen) bei der Besamung. Diese Verschmelzung kann entweder — entsprechend der autoplastischen Transplantation — Keimzellen ein und desselben Tieres, falls dieses nämlich ein Zwitter ist, vereinigen; oder die Verschmelzung betrifft ähnlich wie bei der homoplastischen Transplantation verschiedene Exemplare ein und derselben Tierart; dies ist der gewöhnlichste Fall bei zweielterlicher Zeugung. Endlich kommen aber auch heteroplastische Vereinigungen der Keimzellen vor, das sind die Bastarde oder Hybride, deren Eltern verschiedenen Tierspezies angehört hatten. Dieser Vergleich hat wesentlich an Wert gewonnen, seit wir durch mikroskopische Untersuchungen der Befruchtungsvorgänge zur Kenntnis der Chromosomen (griech. χρῶμα = Farbe, σῶμα = Körper) gelangt sind, das sind mit gewissen Färbungsmitteln gut färbbare Gebilde, die sich sowohl in der Eizelle als auch in der Samenzelle, und zwar bei derselben Tierrasse in gleicher Anzahl finden. Diese Chromosomen lassen sich auch nach der Besamung noch periodisch wieder auffinden, und dies wird dahin gedeutet, daß die von seiten des Eies, also der Mutter, und von seiten des Samens, also des Vaters, her mitgebrachten Teile sich nicht wirklich vermischen, sondern tatsächlich wie Transplantate bis zu einem hohen Grade unabhängig verhalten. Sie sollen die Rassen- und Arteigenschaften der Eltern getrennt zu vererben imstande sein und aufeinander keinen derartigen Einfluß ausüben, daß sie wesentlich andere Potenzen infolge ihrer Vereinigung erhalten würden. Diese Theorie der Chromosomen als Vererbungsträger wird in der experimentellen Entwicklungsgeschichte abzuhandeln sein; hier interessiert sie uns nur insofern, als sie die Aufrechterhaltung der Rassen- und Artcharaktere der Komponenten einer Transplantation fordert. Wir haben bereits gehört, daß diese Unabhängigkeit tatsächlich die Regel ist, z. B. aus der heteroplastischen Vereinigung von zwei Kaulquappen oder Schmetterlingspuppen zusammengesetzte Frösche resp. Schmetterlinge entstehen, deren Komponenten völlig jene Charaktere aufweisen, die ihnen auch zukommen würden, wenn gar keine Transplantationen vorgenommen worden wären. Ein gutes Mittel, um zu prüfen, ob die Potenzen der Komponenten nach der Transplantation unverändert geblieben waren, ohne erst eine oft schwer zu erreichende Verwandlung abzuwarten, gibt die Regeneration ab. Wird der Schwanz einer Kaulquappe in der Mitte durchschnitten und an seine Stelle ein Schwanzstück einer anderen Kaulquappenart angefügt, so tritt bald Verwachsung ein, und sowohl das Gewebe des

Stockes als auch jenes des Reises wachsen weiter. Durch einen schiefen Schnitt kann nun abermals ein Stück Schwanz abgetrennt werden, aber derart, daß an der Wundfläche sowohl Gewebe des Stockes als auch des Reises freiliegt, indem die Schiefe des Schnittes sowohl den Stock als auch das Reis durchtrennt hat und von letzterem noch etwas am Stocke zurückblieb. Es entsteht nun ein harmonisches Schwanzregenerat, wobei jedoch jedes der beiden artfremden Gewebe von der freien Wundfläche aus weitersproßt und die Artcharaktere aufrechterhält. Die Unabhängigkeit der Komponenten zeigt sich auch bei homoplastischen Transplantaten von Haarsternfarbrassen. Werden solche nach der bereits geschilderten einfachen Methode der Vertauschung ihrer Scheiben hergestellt und dann einzelne Armspitzen amputiert, so regenerieren diese in der Farbe des Armes, nicht etwa in jener der eingesetzten Scheibe, obzwar letztere die ganzen Verdauungsorgane enthält.

Beeinflussung der Komponenten. Bloß in einem Falle hat sich dennoch eine Beeinflussung eines sehr kleinen Pfropfreises durch die Farbe des Stockes erkennen lassen. Es trat dies in Cramptons Versuchen mit Schmetterlingspuppen ein, als ein sehr kleines Stück der Hinterleibsspitze einer Puppe anderer Spezies angefügt worden war. Bei der flüssigen Beschaffenheit der Puppen ist es aber nicht zu verwundern, wenn entweder ein Farbstoff oder ein farbstoffbildendes Ferment in das Pfropfreis einfach auf dem direkten Wege der Diffusion eingetreten und daselbst eine Färbung hervorgerufen hat. Deshalb brauchen die Potenzen des Pfropfreises, eine bestimmte, seiner Spezies entsprechende Farbe hervorzurufen, nicht verändert worden zu sein. Wäre es möglich, durch Übertritt von Körpersäften auch die Potenzen spezifischer (artbildender) Natur zu verändern, so könnte man erwarten, daß die Transfusion (lat. trans = hinüber, fusio = Mischung) von Blut einer Tierart in ein anderes eine Veränderung der Art- oder Rassencharaktere hervorzurufen geeignet wäre. Dies ist durchaus nicht der Fall. Selbst wenn ein großer Teil des Blutes einer Rasse durch das einer anderen ersetzt wird, so bleiben die Rasseneigentümlichkeiten des Tieres ganz unverändert. Solche Versuche sind von F. Galton an Kaninchen angestellt worden, um zu prüfen, ob im Blute Keime zirkulieren, welche bestimmte Charaktere zu entfalten imstande sind. Daß diesem Versuche eine sehr allgemeine Bedeutung zukommt, erkennen wir jedoch am besten, wenn wir die Embryonen der Säugetiere als Pfropfreiser am mütterlichen Uterus auffassen. Diese Embryonen werden vom mütterlichen Blute gespeist, können aber trotzdem die Rassencharaktere des Vaters zur Ausbildung bringen, und zwar können, den bekannten Mendelschen Vererbungsregeln entsprechend (vgl. den zweiten Artikel Johannsen), Junge mit allen Eigenschaften des Vaters geboren werden, die auch keine Spur von Beeinflussung seitens der Mutter aufweisen.

Zum Überflusse sind noch von W. Heape befruchtete Eier aus einer Kaninchenrasse in eine andere überpflanzt worden. Die ganz normal geborenen Jungen gleichen völlig den wahren Eltern, nicht aber der Nährmutter. Vielleicht ist es in diesem Zusammenhange nicht ganz überflüssig, zu bemerken, daß auch die Milch einer Amme die Rassen- oder Artmerkmale ihres Pfleglings nicht zu

verändern imstande ist, sondern höchstens das kräftigere oder mindere Gedeihen desselben. In neuester Zeit werden Versuche mit der Transplantation ganzer Ovarien junger Tiere unternommen, die in andere Rassen eingesetzt und nachträglich bei ihrer Heranreifung von Männchen ihrer eigenen Rasse besamt wurden. Guthrie will an Hühnern verschiedener Farbe auf diese Art doch einen Einfluß der Tragamme festgestellt haben, aber seine und ähnliche andere Versuche sind sehr großen Fehlerquellen ausgesetzt. Abgesehen davon, daß eine nicht völlige Entfernung der Ovarien der Tragamme ein Zurückbleiben von ihren eigenen Eiern veranlassen kann, ist auch die Auswahl der zu verwendenden Rassetiere keine leichte, weil diese erst auf ihre Rassereinheit geprüft sein müßten. Sonst können Potenzen in ihren Keimzellen vorhanden sein, die in der Paarung mit anderen, ebenfalls unreinen Tieren, gerade jene Eigenschaften zu entfalten vermöchten, die der Tragamme zukommen und dann einen Einfluß dieser vortäuschen. Nun waren aber Guthries Hühner nicht genügend auf ihre Rassereinheit geprüft. Übrigens müßte selbst bei einwandfreiem Materiale noch festgestellt werden, ob ein eventueller Einfluß nicht einer bloßen Diffusion zuzuschreiben sei, so daß erst recht nicht die Potenzen der Pfleglinge selbst verändert, namentlich auch keine weitere Vererbung dieser abweichenden Farbe stattfinden könnte.

Ein Einfluß von Komponenten aufeinander findet manchmal in bezug auf die Altersstufe statt, der die Teilstücke vor ihrer Vereinigung angehörten. Es handelt sich hierbei in den bis jetzt vorliegenden, spärlichen Versuchen um homoplastische Vereinigungen. T. Garbowski zerschnitt Eier des Seeigels *Psammechinus miliaris*, von denen er manche mit Neutralrot, Methylenblau oder Phenylenbraun lebend gefärbt hatte. Durch Druck mit einer hohen Wassersäule oder Zusammenpressen mit Stecknadelköpfen wurden verschiedenalterige Fragmente zum Verwachsen gebracht. Die verschiedene Färbung ließ das weitere Schicksal der Komponenten verfolgen. Es kamen harmonische Larven zustande, deren einzelne Organe auf gleicher Entwicklungsstufe standen. In allerneuester Zeit haben diese embryonalen Transplantationen ein Gegenstück in Versuchen an späteren Larvenstadien, und zwar bei Amphibien, gefunden, indem die Verwandlung trotz verschiedenen Alters von disharmonischem Pfropfreis und Stock zugleich an beiden eintrat. Wie schon früher erwähnt, hat die Einfügung einer Embryonalanlage an eine ihr fremde Körperstelle in der Regel keinen Einfluß auf ihre Entfaltung. Werden nach H. Braus Anlagen von Vordergliedmaßen der Amphibienembryonen an Stelle von Hintergliedmaßen oder umgekehrt eingefügt, so erscheint eben dann die Larve mit einem Vorderbein an der Stelle des Hinterbeines, resp. mit einem Hinterbein an Stelle des Vorderbeines. Ebenso unabhängig entwickeln sich Augen- und Ohranlagen, Herz und andere Organe. Eine Ausnahme scheinen die Linse und die Cornea des Auges zu bilden, welche auch bei ihrer primären oder regenerativen Entwicklung aus einer von der Erreichung der äußeren Hautschicht abhängigen Differenzierung des Augenbechers entstehen. Wurden Oberhautstücke von anderen Körperstellen auf eine Augenwunde transplantiert, so

konnten sie eine Umwandlung zu Cornealgewebe erfahren, und ebenso dürfte auch die Linse, nach den Regenerationsergebnissen zu schließen, in denen sie aus der Iris oder Retina neugebildet wurde, aus jedem Oberhautstücke gebildet werden können.

Unabhängige Differenzierung der Komponenten.

Wie im allgemeinen für die Transplantation an Embryonen, gilt auch für spätere Stadien die unabhängige Differenzierung der Komponenten in bezug auf ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Körperregion. Wurden Gliedmaßen von Schwanzlurchen, namentlich *Triton cristatus*, abgeschnitten und an anderen Körperstellen zur Einheilung gebracht, so wuchsen sie in ihrer ursprünglichen Form weiter. Daß sie auch ihren regenerativen Potenzen nach keine Veränderung erlitten hatten, konnte ebenfalls deutlich nachgewiesen werden. Zu diesem Zwecke wurde ein Hinterbein eines bereits verwandelten Triton vom Körper durch einen queren Abschnitt im Schenkel losgetrennt, dann dieses losgetrennte Glied auch noch durch einen queren Abschnitt im Unterschenkel des Fußes beraubt. Das also erhaltene mittlere Stück des Beines, welches wenig mehr als das Knie enthält, wurde enthäutet, im Rücken des Tieres eine Hautwunde angelegt und dann das enthäutete Kniestück in eine solcherart hergestellte Hauttasche hineingeschoben und diese wieder zugenäht. Nach einiger Zeit erhebt sich vom Rücken ein Auswuchs, das distal regenerierende Beinstück, welches die Haut vor sich herschiebt. Mit der Zeit nimmt das Regenerat bis auf untergeordnete Punkte ganz den Charakter des entfernten Fußes an. Diese Versuche, welche in mehrfacher technischer Abänderung durchgeführt wurden, sind auch deshalb von Interesse, weil die normale Nervenverbindung des Pfropfreises gewiß nicht vorhanden war, trotzdem aber das vollständige Bein zu sprossen vermochte. Natürlich ist nicht gesagt, daß nicht eine sekundäre Nervenverbindung mit dem Rückenmark eingegangen worden sein kann, wie es in einem ähnlichen anderen Falle ebenfalls an einem Amphibium tatsächlich beobachtet wurde. Es fragt sich nun, welche Anschauung wir uns von dem Verhalten der Transplantationskomponenten bilden sollen, wenn wir die bisher vorgebrachten Tatsachen in Erwägung ziehen?

Zunächst werden wir nicht darüber im Zweifel sein können, daß jede Komponente die Potenzen sowohl zur Ausbildung der Art- und Rassencharaktere, als auch gerade jener Körperteile enthält, deren Anlage sie bereits im unverletzten Tiere besessen hatte. Wir werden daher genötigt, die Ursachen für die Ausbildung und das Fortwachsen der Teilstücke nach der Vereinigung nicht in einem Einflusse der gegenseitigen Lage oder einem geheimnisvollen Einfluß des Ganzen auf seine Teile, sondern in der stofflichen Zusammensetzung jedes Teilstückes zu sehen. In der Tat kann es ja keinem Zweifel unterliegen, daß verschiedene Tierorgane aus verschiedenen Stoffen bestehen, die einen besonderen chemischen Stoffwechsel besitzen. Anderseits sind auch die einander entsprechenden Organe bei verschiedenen Tierarten chemisch different, wie sich auf mehrfache Weise nachweisen läßt. Die einschlägige Literatur findet sich ebenso wie jene über Transplantation in meiner Experimentalzoologie (III. Bd.: Phylogenese, 1910) zusammengetragen, worauf ich hier verweise, da eine ein-

gehende Behandlung dieses Themas uns zu weit von der Transplantation abführen würde. Ziehen wir wieder wie bei der Regeneration die Kristalle zum Vergleiche heran, so finden wir interessante Analogien. Die verschiedenen Kristalle werden von chemisch verschiedenen Stoffen ausgebildet; dabei können aber verschiedene Stoffe eine gleiche oder ähnliche Kristallform ausbilden. Wird nun ein Kristall des einen chemischen Stoffes zerschnitten und in eine Lösung eines anderen Stoffes zu weiterem Wachstum gebracht, so wird daraus ein ganz harmonisch ausgebildeter Kristall, falls die beiden Stoffe in derselben Kristallform auszufallen pflegen. Dabei behalten aber die zugewachsenen, gewissermaßen transplantierten Teile der zweiten doch ebenso alle ihre stofflichen Eigentümlichkeiten wie auch der Kristallstock die seinen bei.

Lassen wir aus einer gemischten Lösung beider Stoffe einen Kristall sich bilden, so wird wieder ein harmonisches Resultat zu erreichen sein, wieder werden aber die nun kunterbunt zusammengetragenen Teilchen stets durch ihre Farbe und sonstigen Eigenschaften ihre Zugehörigkeit zu dem einen oder dem anderen Stoffe nicht verleugnen. Vielleicht wird jemand geneigt sein, nach diesem Vergleiche zu erwarten, daß die Nährlösung im Innern des Tierkörpers, vor allem das Blut, berufen sein sollte, direkt aus sich Artverschiedenheiten der Tiere hervorzubringen. Wir haben bereits bemerkt, daß dem Blute diese Rolle nicht zukommt, und fügen nun hinzu, daß Blut einer anderen Tierspezies in die Blutbahn eingeführt rasch verändert und zerstört wird. Die Zerstörung ist geradezu eines der Mittel zur Erkennung artfremden Blutes. Ferner gewinnt das Blut jenes Tieres, dem artfremdes Blut eingeführt wurde, die Eigenschaft, das Blut dieser selben Art nun in erhöhtem Maße anzugreifen. In einer Glaseprouvette mit dem artfremden Blute zusammengebracht, gibt es eine Trübung und Fällung. Wenn nicht die Blutflüssigkeit für das Auftreten der Rassen- und Artcharaktere maßgebend ist, so müssen wir uns an die festeren Bestandteile des Tierkörpers halten. Bekanntlich setzen sich alle Tiere aus kleinen Kammern, den sog. Zellen, zusammen. Diese Zellen enthalten in ihrem Innern Zellkerne, welche selbst wieder jene Chromosomen ausbilden, von denen wir im Zusammenhange mit der Fortpflanzung gesprochen haben. Sie sind es, die man ebenso wie bei der Fortpflanzung, so auch beim späteren Wachstume und daher auch in den Komponenten eines tierischen Transplantates in erster Linie für das Beibehalten der Art- und Rassencharaktere verantwortlich macht. Denn wie in allen Keimzellen, so finden sie sich auch in allen Körperzellen, und bei der Teilung der Zellen lassen sie sich als gesonderte Gebilde, die selbst zuvor eine Teilung durchgemacht haben, weiter verfolgen.

Es steht wohl fest, daß bei dem Weiterwachsen von zwei Komponenten eines Körpertransplantates der Tiere jede Zelle wieder entweder der einen oder der anderen Komponente angehört und nun bei ihren Teilungen in die neuen Zellen die ihrer Arteigenheit entsprechenden Chromosomen entsendet. Es muß jedoch noch sehr in Frage gezogen werden, ob bloß die Chromosomen als Träger der Arteigenheiten verteilt werden. Viel Wahrscheinlichkeit hat namentlich nach den neuesten Ergebnissen der experimentellen Bastardierung die Annahme

für sich, daß die Chromosomen bloß einen sichtbaren Ausdruck für Vorgänge liefern, die nicht bloß in der Verteilung der färbbaren, sondern auch der farblosen Kernstoffe, und auch des den Kern umgebenden Zellplasmas bestehen. Die Arteigenschaften eines Eies kommen nämlich auch dann zum Vorscheine, wenn ihm vor der Besamung der Zellkern geraubt worden ist und dann durch ein artfremdes Spermatozoon ein artfremder Kern mit dessen Chromosomen hineingebracht wurde. Versuche von Godlewski, J. Loeb und Hagedoorn an Stachelhäutern scheinen an dieser Möglichkeit keinen Zweifel zu lassen. Wir werden also am besten annehmen, daß sowohl im Zellkerne als auch im Zellplasma die formbildenden Stoffe spezifischer Natur vorhanden sind. Auch die Ausbildung verschiedener Organe hat man auf die allmähliche Auseinanderlegung der Chromosomenbestandteile zurückführen wollen, es müßten dann die Produkte der Kernteilungen qualitativ voneinander verschieden sein. Von einer solchen Veränderung konnte aber bisher bloß in einem einzigen Falle, wo es sich um die Sonderung der Geschlechtsanlage von den übrigen Körperzellen handelte, etwas bemerkt werden. Da die Anzahl, Größe und Gestalt der Chromosomen in jeder Zelle der verschiedenen Regionen des Tierkörpers regelmäßig die gleiche ist (und zwar das Doppelte wie in den reifen Keimzellen), so scheint mir die Idee, in einzelnen derselben vorgebildete Anlagen für besondere Organe erblicken zu wollen, nicht sehr glücklich. Auch hier dürfte der verschiedenen Zusammensetzung des Plasmas zumindest eine sehr große Rolle zufallen.

Bereits das ungefurchte Ei zeigt eine Schichtung in verschiedene Regionen, die oft infolge von Beimengung farbiger Substanzen bereits ohne weitere Verfolgung ihres Schicksales kenntlich sind. Dabei ist meist der Zellkern nicht im Zentrum der Eizelle gelegen, sondern dem einen Pole mehr genähert. Die genaue Verfolgung der Furchung und weiteren Entwicklung ganzer Eier sowie besonders der voneinander durch künstliche Eingriffe gesonderten Regionen, hat nun bewiesen, daß den einzelnen Regionen von vornherein verschiedene Potenzen zukommen können. Namentlich in jener Richtung, welche den Zellkern mit der ihm zunächst liegenden Stelle der Eioberfläche verbindet, sind die Anlagen derart angeordnet, daß bei Abtrennung eines Stückes senkrecht zu dieser Richtung keine vollständigen Tiere mehr daraus entstehen. Wie sich aus den Versuchen an den verschiedensten Tierklassen — die in einem anderen Abschnitte des vorliegenden Werkes geschildert werden (vgl. Artikel Laqueur) — übereinstimmend ergibt, ist diese Richtung als die Verbindungslinie der oberen oder dorsalen (lat. dorsum = Rücken) und der unteren oder ventralen (lat. ventrum = Bauch) Körperhälfte zu betrachten. Die voneinander, quer zu dieser Richtung gesonderten Anlagen sind also jene für die Oberseite und die Unterseite des Tieres. Wie aus diesen Eiversuchen, so geht auch aus allen Regeneraten, welche aus den mannigfaltigen oft abnorm gestellten Bruchflächen entstehen, hervor, daß die ventrale Seite nicht vollständig von der dorsalen, letztere nicht von der ventralen ersetzt werden kann. Vielmehr geht bei allen Regenerationen aus dem Weiterwachsen der Oberseite stets wieder Gebilde mit den Charakteren dieser hervor, und ganz analog verhält sich die Unterseite. Es

ist dieses Verhalten eine der Ursachen für die entgegengesetzte Symmetrie, welche das aus einer proximal gewendeten Bruchfläche wachsende Regenerat gegenüber den distal wachsenden ihm als Organe gleichwertigen Gebilde aufweist. Die Beibehaltung der alten Oberseite und Unterseite für das in entgegengesetzter Richtung wachsende Regenerat veranlaßt die spiegelbildliche Anordnung aller Teile.

Mit diesen Erfahrungen der Entwicklungsgeschichte und Regenerationslehre stimmt es nun sehr gut überein, daß auch Transplantate ihre Ober- und Unterseite unbekümmert um die Stellung, in der sie eingepflanzt wurden, beibehalten. In manchen Fällen machen sich an transplantierten Gliedmaßen Erscheinungen geltend, die sich sehr leicht aus dem Vergleiche mit Regeneration aus proximal gewendeten Bruchflächen erklären lassen. So wurde bei der Einsetzung einer Beinanlage von Unkenembryonen an abnorme Stellen bisweilen das Auswachsen eines symmetrischen Gliedmaßenpaares beobachtet. Nach unserer Anschauung würde es sich hierbei um das Auswachsen eines Regenerates aus der proximalen Wundfläche der Extremitätenanlage handeln, die wahrscheinlich nicht ganz mit dem Stocke eine feste Verwachsung eingegangen war. Diese Deutung konnte noch eine weitere Stütze dadurch erfahren, daß mit der distalen Schnittfläche auf einen Beinstumpf des Wassermolches transplantierte Beinstücke aus der nun frei nach außen ragenden einst proximalen Wundfläche alle distalen Teile regenerierten. Dieses verkehrt transplantierte Beinstück bringt die verkehrte Symmetrie des Regenerates rein zum Ausdrucke; zur Ausbildung der distalen Teile nach dem Pfropfstocke zu kommt es aber deshalb nicht, weil hier die Knochen auf den stehengebliebenen Rest des Beines treffen und eine enge Verwachsung jedes weitere Austreiben verhindert. Die Potenzen eines Transplantates sind insofern beschränkt, als die Dorsoventralität beibehalten wird, und wenn das Pfropfreis nur bestimmte Organe im Zusammenhange mit seinem ursprünglichen Stocke hätten bilden können, es auch nur diese an seinem neuen Standorte zu betätigen vermag. Notwendig ist ferner für die Lebensfähigkeit der Komposition, daß von den Komponenten alle jene Teile beigesteuert werden, die zusammen die Lebenstätigkeit unterhalten.

Notwendige Teile.

Beginnen wir mit jenen einfachen Lebewesen, die dauernd bloß aus einer Zelle bestehen, den Urtieren, so liegen zahlreiche übereinstimmende Versuche vor, welche als Bedingung für die Lebens- und Regenerationsfähigkeit das Vorhandensein von Zellplasma und Zellkern beweisen. Wird von einem Urtiere ein Teil abgeschnitten, der keinen Anteil an der Zellkernmasse mitbekommt, so verliert er die charakteristische Ausbildung und geht nach kurzer Zeit zugrunde. Hingegen sind kernhaltige Teilstücke, auch wenn sie bloß einzelne Abschnitte des bei manchen Urtieren wurstförmigen Zellkernes enthalten, sehr wohl fähig weiterzuleben und sich wieder vollständig zu regenerieren. Bei einer zu den Strahlentierchen (Radiolarien) gehörigen Urtierform, *Thalassicolla*, die eine mit freiem Auge deutlich sichtbare Größe erreicht, entfernte Verworn den Kern unverletzt und sah ihn dann ebenso wie den entfernten Zelleib zugrundegehen. Es gelang weiter, den Kern aus einer *Thalassicolla* in eine andere entkernte hineinzubrin-

gen, und nun lebte dieses wieder harmonisch zusammengesetzte Tier ruhig weiter, als ob nichts geschehen wäre. Die Störung des Zusammenhanges zwischen dem Kerne und dem Zelleibe ist also nicht die Ursache des Zugrundegehens der isolierten Zellbestandteile, sondern bloß die Anwesenheit beider ist für jene Vorgänge, die das Leben ausmachen, erforderlich. Auch in eine nicht entkernte *Thalassicolla* eingebrachte Kerne erhielten sich, so daß Urtiere mit zwei Kernen zustande kamen. Für die Lebensfähigkeit ist also die harmonische Zusammensetzung von Kern und Plasma nicht notwendig. Ganz analog den dauernden Einzelligen verhalten sich die Keime der mehrzelligen Lebewesen. Ohne Kern sind die Eier nicht imstande, sich weiterzuentwickeln und zerfallen bald. Die Einführung fremder Eikerne ist zwar versucht, aber bisher nicht von Erfolg begleitet worden: freilich handelte es sich in den dahinzielenden Experimenten von Rauber an Amphibien um heteroplastische Transplantation. Leicht ließ sich durch Besamung entkernter Eiteile nachweisen, daß auch hier die Entkernung die Entwicklungsfähigkeit nach Einführung eines neuen Kernes nicht stört.

Die Embryonen mehrzelliger Tiere können, solange die Funktion der verschiedenen Organe, namentlich des Blutkreislaufes und der Atmung, nicht vollständig hergestellt ist, meist in allen Bruchstücken durch Anpfropfung an andere lebensfähig erhalten werden, sobald nur wenige kernhaltige Zellen dabei sind. Es entwickeln sich auch solche unharmonisch zusammengesetzte Kompositionen weiter, denen mangels eines Kopfes oder Herzens ein späteres selbständiges Leben ganz unmöglich wäre, und zwar auch bei solchen Formen, die nicht mehr durch Regeneration so weitgehende Verluste quitt zu machen vermögen. Die verschiedenartigsten Kombinationen lieferten Amphibienembryonen nach Borns Methode operiert. Für die nachembryonalen Altersstufen ist es natürlich notwendig, daß der gesamten Komposition wenigstens jene Organe in funktionsfähigem Zustande erhalten sind, die für das Leben eines einzelnen Tieres auch sonst nicht entbehrt werden können. Es wäre nutzlos, an Stelle des Herzens bei Wirbeltieren ein anderes Organ einsetzen zu wollen. Doch haben gerade die medizinischen Erfolge mit der Einheilung künstlicher, meist aus Silber gefertigter Bestandteile, gezeigt, daß selbst so lebenswichtige Organe wie Luftröhre oder Magen doch nicht ganz unentbehrlich sind. Für ein überzählig einem Tiere aufgepfropftes kleines Reis gibt es kaum andere Grenzen der Lebensfähigkeit als jene, die wir bereits bei früherer Gelegenheit erörtert hatten, nämlich ihre Vernichtung durch den Stock. Die Transplantation ist daher ein wertvolles Mittel, um die Potenzen von solchen Bruchstücken zu untersuchen, die ohne Zusammenhang mit einem ganzen Tiere nicht imstande wären, weiterzuleben, so z. B. einzelne Beine oder Sinnesorgane bei den Wirbeltieren, aber auch kleine Stücke vom Vorderende des Regenwurmes, die nur wenige Glieder (Segmente) umfassen. Man hatte beobachtet, daß diese Körperregion ohne Regeneration zugrunde ging, während der viel längere, segmentreiche Schwanz am Leben bleiben und dann auch nach vorne einen Schwanz ausbilden konnte. Um zu prüfen, ob etwa der Kopf in analoger Weise auch nach der rückwärtigen,

proximalen Schnittstelle hin einen Kopf regenerieren könnte, wurde ein Regenwurm mit der nur ein wenig abgestutzten Kopfspitze an einen zweiten des Kopfes beraubten Wurm derartig transplantiert, daß die beiden gegen die früheren Kopfenden hin liegenden Wundflächen aufeinanderlagen. Nach eingetretener Verwachsung wurde dann der erstere Wurm derart durchschnitten, daß nur mehr die Kopfsegmente auf dem zweiten sitzen blieben. Solcherart war eine Wunde geschaffen, die einer proximalgerichteten Fläche des ersten Wurmes entsprach. Tatsächlich entwickelte sich nun aus dieser Fläche ein Regenerat, das die Charaktere eines Wurmkopfes besaß. Daraus kann also geschlossen werden, daß wirklich die vordere Kopfregion imstande ist, auch nach rückwärts hin einen Kopf zu regenerieren. Freilich ließe sich auch noch eine andere Deutung dieses Versuches geben: es könnte vom Pfropfstock ein derartiger Einfluß auf das Pfropfreis ausgübt worden sein, daß entsprechend der Nützlichkeit, einen neuen Kopf an Stelle des entfernten zu bilden, das Pfropfreis zu einem solchen umgebildet worden wäre. Tatsächlich wurde diese Anschauung für ähnliche Ergebnisse an Süßwasserpolypen vorgeschlagen. Allein, abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit einer solchen Beeinflussung der Komponenten nach alledem, was wir sonst von ihrem Verhalten bei Transplantation gerade gehört haben, gelingt es nicht, aus kleinen Stücken der Schwanzpartie, die analog den Kopfpartien auf eine vordere Wundfläche des Regenwurmes verkehrt aufgepfropft werden, einen Kopf zu erzwingen. Die Potenz zur Kopfbildung lag also in den vorderen Segmenten selbst und war nicht etwa durch die größere Komponente verliehen worden. In bezug auf die Richtung des Wachstums brauchen wir zur Erklärung ebensowenig den Einfluß des Ganzen, weil wir gesehen haben, wie an proximalgewendeten Flächen nach Brüchen die analogen Symmetrieverhältnisse auftreten.

„Parabiose."

Eine weitere Verwendung findet die Transplantation zur Untersuchung der gelegentlich der Regeneration bereits gestreiften Korrelationen. Es wurde da erwähnt, daß nach Entfernung einer Niere eine kompensatorische Vergrößerung der zweiten Niere stattfindet. Noch deutlicher zeigen sich diese Vergrößerungen, wenn zunächst zwei Ratten durch eine seitliche Vereinigung miteinander zur parallelen Verwachsung gebracht und dann der einen Ratte beide, der zweiten eine Niere entfernt werden. Es besorgt nunmehr eine Niere das Geschäft für beide Tiere und vergrößert sich entsprechend. Wird nachträglich die nierenlose Ratte wieder von ihrem Partner weggeschnitten, so geht die Größe der Niere nach einiger Zeit bis auf jene zurück, die sie gehabt hätte, wenn sie das Geschäft nicht für 4, sondern bloß für 2 Nieren besorgt hätte. War hingegen eine nierenlose mit einer normalen Ratte vereinigt worden, so vergrößerten sich die beiden Nieren der letzteren, um die doppelte Arbeit zu leisten, und sanken wieder auf ihre normale Größe, sobald der nierenlose Partner wieder losgelöst worden war. Mit Hilfe solcher künstlichen Verwachsungen können die physiologischen Verhältnisse der bekannten menschlichen Mißgeburten, die wir als „siamesische Zwillinge" bezeichnen, nachgeahmt und eingehend studiert werden. Von Interesse ist bei weiblichen siamesischen Zwillingen die Beobachtung, daß

nach der Niederkunft des einen Zwillings nicht nur seine, sondern auch des anderen Brustdrüsen Milch abzuscheiden begannen. Die wahrscheinlich auf einen chemischen Reiz hin veranlaßte Milchbildung zeigte sich auch an einer Brustdrüse, die Ribbert einem Kaninchen amputiert und auf das Ohr transplantiert hatte. Als das Kaninchen dann geboren hatte, konnte auch aus der Ohrmamma Milch ausgedrückt werden.

Beeinflussung von Keimzellen?

Ich habe bisher an dem Grundsatze festgehalten, daß die Komponenten einander zwar in bezug auf die Ausbildungsstufe, nicht aber sonst in der Ausbildung von Organen und spezifischen Eigenschaften beeinflussen. Dieser Satz gibt uns eine sehr gute Richtschnur für das Verhalten von Transplantaten, wenn deren Komponenten bestimmte fest fixierte Charaktere besitzen. Es ist aber nicht ohne weiteres sicher, ob Komponenten, welche selbst durch den Einfluß äußerer Faktoren zu einer Veränderung ihrer spezifischen Eigenheiten gezwungen werden, nicht doch ihrerseits — gewissermaßen wie chemische Verbindungen „in statu nascendi" (im Zustande ihres Geborenwerdens) — eine Reaktion (Gegenwirkung) auszulösen imstande sind. P. Kammerer vermochte verschiedene Amphibien durch die Veränderung der äußeren Lebensbedingungen in ihren Körperformen, Körperfarben und Gewohnheiten recht weitgehend zu verändern. Diese Veränderungen kamen bei den in die alten Bedingungen rückversetzten Jungen dennoch wieder zum Vorscheine. Es fragt sich nun, ob diese Übertragung der erworbenen Eigenschaften mit einem Einfluß der tragenden Mutter auf die Jungen zu erklären ist. Hier konnte nun die Transplantation zu Hilfe genommen werden. Die Eierstöcke wurden einem veränderten Weibchen entnommen und in ein unverändertes überpflanzt. In diesen Fällen übte, wie zu erwarten, die Pflegemutter keinen Einfluß auf die Jungen aus, die also zu der veränderten Form sich entwickelten. Bei der umgekehrten Transplantation jedoch, der Einsetzung von Eierstöcken normaler Weibchen in veränderte Weibchen, scheinen die Jungen doch etwas in der Richtung der Tragmutter verändert zu werden. Trotzdem ist damit das Problem nicht eindeutig gelöst, weil es sehr wahrscheinlich ist, daß eine direkte Einwirkung des verändernden äußeren Faktors durch den Körper der Mutter hindurch auf die Pflegeeier selbst dann zustandekommt, wenn die Pflegemutter wieder in die ursprünglichen Verhältnisse zurückversetzt worden ist. So läßt ein auf gelber Erde stärker gelb gewordener Feuersalamander nunmehr auch auf graue Erde versetzt mehr Licht durch, weil dieses die Flecken leichter passiert.

Praktische Seite.

Nach Erörterung der Wichtigkeit von Transplantationen zur Entscheidung theoretischer Probleme erübrigt es noch, auf die praktische Bedeutung dieser Methode für die Heilkunst einzugehen.

Am leichtesten gelingt die Überpflanzung von Haut, und zwar sowohl der obersten Schichten allein als auch einschließlich der darunterliegenden Lederhaut (corium) ausgeschnittener Hautstücke. Diese Hautstücke werden auf die frische Wunde oder auf eine angefrischte ältere Verletzungsfläche aufgedrückt und verkleben mittels des hervorquellenden Blutes. Zur besseren Befestigung

für die erste Zeit und Verhinderung von Infektionen dienen sterile Gazestreifen. Der Vorteil dieser Hautüberpflanzungen besteht weniger in einer dauernden Erhaltung einer ununterbrochenen Oberhautschicht, da gewöhnlich die oberflächlichen Schichten nach einiger Zeit, Wochen bis Monaten, abgestoßen werden. Größer ist der Vorteil in der Erhaltung des Coriums, weil in Hautdefekten bei den Warmblütern sonst keine Regeneration dieses Gewebes eintritt, vielmehr die Lücken bloß durch bindegewebige Zellen, die sog. Narbengewebe, ausgefüllt werden. In die überpflanzten Hautstücke wandern von der Unterlage her Blutgefäße und Nerven ein, die in Verbindung mit den überpflanzten Empfindungsendorganen treten, so daß die Empfindlichkeit des Pfropfreises wiederhergestellt werden kann. Mit großem Vorteil kann die Hauttransplantation nach Verbrennungen, die sich über weite Hautpartien erstreckt haben, vorgenommen werden, da es hierbei darauf ankommt, rasch einen gewissen Teil der Oberfläche zu überhäuten, dessen Bedeckung mit Haut zur Fortführung des Lebens unerläßlich ist. Das spätere Zugrundegehen des größten Teiles der überpflanzten Zellen kann verschmerzt werden, wenn durch Regeneration das alte Gewebe wieder zu einer weiteren Ausdehnung gelangt ist. Defekte im Auge, welche bloß Verletzungen der Oberfläche betrafen, sind auch schon mit Erfolg durch Hautstücke verschlossen worden.

Nächst Hautstücken hat bis jetzt die Überpflanzung von Fleischstücken in der Anfertigung künstlicher Nasen die größte Rolle gespielt. Diese „Rhinoplastik" (griech. ῥίνος = Nase, πλάσσω = bilde) wird dann angewendet, wenn durch einen Unfall oder geschwürige Krankheiten ein Teil aus der Mitte der Nase zugrunde gegangen ist. Dabei kann entweder Gewebe desselben Menschen verwendet werden, das seiner Stirne oder seinem Arme entnommen wird, oder es wird der Arm eines anderen Menschen herangezogen. Auf jeden Fall wartet man die vollständige Verwachsung der einander genäherten, angefrischten Wundstellen ab, ehe man die Trennung des Pfropfreises von seinem ehemaligen Träger durchführt. Auf diese Art wird die sichere Versorgung des transplantierten Gewebes mit Blutgefäßen erzielt. Es ist jedoch auch möglich, wenn ganz abgeschnittene Teile sehr frisch verwendet werden, diese durch Aufnähen an die gewünschte Stelle zu befestigen. Dieses Verfahren konnte öfters bei abgeschlagenen Nasenspitzen und Ohrmuscheln noch mit Erfolg durchgeführt werden. Ausgeschlagene Zähne können ebenfalls bei sofortigem Wiedereinsatze nochmals festwachsen. Hierbei ist natürlich nicht das Zahnbein selbst beteiligt, welches aus totem Stoffe besteht, sondern das Gewebe der Zahnlücke, welches ihn fest anpreßt und vielleicht auch in sein Inneres zu dringen vermag. Einen Parallelfall hierzu geben die ebenfalls toten Schalen der Schnecken. Als Caillaud gehäusetragende Schnecken einer bestimmten Spezies ihren Gehäusen entnahm und sie in fremdartige Gehäuse brachte, verwuchsen sie mit diesen. Dabei hatten die darauf neuzuwachsenden Gänge der Gehäuse ganz die Charaktere der hineingesetzten Schneckenart, waren also allein von dieser, nicht aber von der alten Schneckenschale aus produziert worden. Die Einheilung von Knochen in menschliche Knochenlücken hat selten, wenn überhaupt, zu

einem dauernden Bestande geführt; vielmehr wird das Knochenstück aufgezehrt und, falls wachstumsfähige Knochenhaut vom verletzten Knochen noch übrig, infolge Abscheidung von diesem aus durch Knochenmasse ersetzt.

Im Innern des menschlichen Körpers können Stücke von Eingeweiden, die zerrissen worden sind, durch Aufnähung eines Stückes vom Bauchnetze, das sich durch reichliche Blutversorgung ausgezeichnet, repariert werden. Dieser Vorgang kommt auch ohne operative Eingriffe gelegentlich vor, indem sich das Netz mit der Wundfläche der verletzten oder krankhaft veränderten Stelle verlötet. Transplantation wird auch verwendet, um gebrauchsunfähige Organe, wie krankhafte Magen, Luftröhren, Gefäße, durch eingebrachte Silberröhren zu ersetzen, oder solche Organe dadurch ganz auszuschalten, daß die nach ihrer Entfernung beiderseits im Körper verbleibenden Wundflächen direkt miteinander verbunden werden. Auf die Art kann ohne Schaden die Ausschaltung von manchen Darmstücken vorgenommen werden. Eine große Bedeutung hat die Transplantation von Drüsen in den menschlichen Körper bekommen, nachdem sich ergeben hatte, daß nach völliger Exstirpation der Schilddrüse Kretinismus auftritt. Bei krankhafter Veränderung dieser Drüse muß sie zur Heilung des Kranken entfernt werden; da dies nun Eintreten der Verblödung zur Folge haben kann, wenn jede Schilddrüse fehlt, so verwendet man Einpflanzung von Schilddrüsen, um mit Erfolg diesen Schaden hintanzuhalten. Wahrscheinlich wirkt die Schilddrüse durch eine Ausscheidung, welche sich nicht nach außen, sondern in die Körpergewebe hinein ergießt und andere schädliche Stoffwechselprodukte vernichtet. Eine solche „innere Sekretion" (lat. secerno = scheide ab) wird auch den Keimdrüsen, Hoden und Ovarien, zugeschrieben, indem sie die Ausbildung jener Geschlechtsunterschiede bedingen, die nicht unmittelbar in der Produktion von Eiern oder Samen bestehen.

Die Entfernung der Keimdrüsen führt — im Gegensatze zu den Erfahrungen an Schmetterlingen — bei den Wirbeltieren zu einer Unterdrückung dieser sog. „sekundären" Geschlechtscharaktere. Wurden nun kastrierten Hähnen Hoden an anderen Körperstellen implantiert, so entwickelten sich nach den Versuchen von Foges die sekundären Geschlechtscharaktere des männlichen Vogels, Hahnenkamm, Kampfsporn und Sichelschwanz. E. Steinach fand dann an Ratten, daß mit der Entfernung der Hoden die übrigen Abschnitte des Geschlechtsapparates, Rute, Schwellkörper und Samengänge unentwickelt stehen bleiben, aber zur Weiterentwicklung gelangen, falls ein Hoden in die Bauchhöhle transplantiert wird. Auch zeigen die Männchen mit solchen funktionsunfähigen Hoden Geschlechtstrieb im Gegensatz zu den dauernd hodenlosen. Da mit der Frage der inneren Sekretion der Geschlechtsdrüsen als Regulator richtiger sekundärer Geschlechtscharaktere und Triebe die Frage des pathologischen Verhaltens unvollständiger Zwitter (Hermaphroditen) beim Menschen zusammenhängt, so kann auf diesem Gebiete die Transplantation von praktischer Bedeutung werden. Es ist noch unaufgeklärt, inwieweit die Anwesenheit von Keimdrüsen eines Geschlechtes das Auftreten gerade der sekundären Charaktere die-

ses Geschlechtes auslöst; in einem Versuche von J. Bresca verschwanden die sekundären Geschlechtsunterschiede des Rückenstreifens von Tritonen nach seiner Übertragung auf den Rücken des anderen Geschlechtes, und der transplantierte Streifen nahm die dem Stocke zukommenden Geschlechtscharaktere an. Danach könnte also tatsächlich die innere Sekretion der Geschlechtsdrüse nicht nur für die Fortbildung der sekundären Charaktere überhaupt, sondern auch gerade derjenigen ihres Geschlechtes verantwortlich gemacht werden. Doch stehen der Verallgemeinerung dieses Satzes wieder Versuche mit Keimdrüsenüberpflanzung bei Schmetterlingen gegenüber, in denen Meisenheimer keinen Einfluß wahrnehmen konnte.

Liegt die praktische Bedeutung der Keimdrüsentransplantation für den Menschen vielleicht noch ferne, so hat in den letzten Jahren die Transplantation ganzer innerer Organe und ganzer Extremitäten bei Säugetieren so große Fortschritte gemacht, daß ihre praktische Verwertung für die Heilkunde des Menschen wohl in die Nähe gerückt erscheint. Namentlich ist es das Verdienst des amerikanischen Arztes Carrell, nicht vor den mühsamen Versuchen zurückgeschreckt zu sein. Es gelang ihm bereits bei Hunden und Katzen, eine Niere durch eine solche eines anderen Exemplares zu ersetzen, und ebenso ein völlig entferntes Bein wieder zur Anheilung zu zwingen. Der Erfolg lag hauptsächlich in der Ausbildung einer Technik zur Vereinigung kleiner Blutgefäße, da ja das Wesentliche für die Erhaltung des Pfropfreises die genügende Blutzufuhr ist. Die Verwachsung der verschiedenen einander entsprechenden Gewebe des Pfropfstockes und Pfropfreises geht gerade bei den Warmblütern verhältnismäßig leicht vor sich, weil bloß wenige ihrer Teile völlig starr und spröde sind. Fast gar nicht will im Gegensatze hierzu die Transplantation an Gliederfüßern mit harten Panzern gelingen. Vielleicht ist auch tatsächlich, worauf Giard hinwies, ein gewisses Hindernis für guten Erfolg von Transplantationen in einer zu starken Regenerationskraft gegeben, indem das kräftig sprossende Regenerat das aufgedrängte Reis abhebt und abwirft. Und so ist Aussicht vorhanden, daß der Mensch in der Transplantation einst das Mittel besitzen wird, jenen Entbehrungen abzuhelfen, die den Verstümmelten ihre Zugehörigkeit zu den schlecht regenerierenden Warmblütern mitbringt!

Literatur.

KORSCHELT, EUGEN, 1907: Regeneration und Transplantation. Jena, Fischer.

MORGAN, TH. H., 1901: Regeneration. New York, Macmillan Co. (auch ins Deutsch durch H. RHUMBLER übertragen).

PRZIBRAM, HANS, 1909: Experimental-Zoologie. 2. Band: Regeneration. Leipzig und Wien, Deuticke.

(Fortlaufende Referate über die Jahresliteratur finden sich in MERKEL-BONNETS Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte und in SCHWALBES Jahresberichten.)

REGENERATION UND TRANSPLANTATION IM PFLANZENREICHE.

Von

Erwin Baur.

Definition.

Unter Regenerationsvermögen im weitesten Sinne des Wortes versteht man bei den Pflanzen sowohl die Fähigkeit verletzter einzelner Zellen, verloren gegangene Teile neu zu bilden, wie ferner auch die Fähigkeit vielzelliger Organismen, ganze verloren gegangene Organe aus der Wunde heraus oder aus der Nähe der Wunde neu zu bilden, oder auf die Verletzung hin andersartige Neubildungen entstehen zu lassen. Während die Regenerationserscheinungen an der einzelnen pflanzlichen Zelle in allem wesentlichen den gleich genannten Vorgängen bei tierischen Zellen entsprechen, ist das, was man unter Regeneration bei vielzelligen pflanzlichen Organismen versteht, nur zum allerkleinsten Teile dem homolog, was man bei tierischen vielzelligen Organismen so nennt.

Es empfiehlt sich wohl, zunächst die Erscheinungen der Regeneration an einzelligen Pflanzen sowie an den einzelnen Zellen vielzelliger Pflanzen gesondert zu behandeln und dann die Erscheinungen zu besprechen, die darauf beruhen, daß vielzellige Neubildungen als Ersatz verloren gegangener Teile an höheren Pflanzen entstehen.

Unter Transplantation verstehen wir die organische Einfügung einzelner Zellgruppen oder ganzer Organe eines Individuums in ein anderes Individuum der gleichen oder einer verwandten Spezies.

I. Die Regeneration verletzter pflanzlicher Zellen.

(Der Ersatz verloren gegangener Zellteile.)

Regeneration der Zelle.

Beobachtungen über Regenerationserscheinungen liegen im Vergleich mit dem reichen Tatsachenmaterial, das über Tiere, besonders über Protozoen bekannt ist, für Pflanzen nur recht wenig vor, vor allem über das Regenerationsvermögen der einzelnen Zelle der höheren Pflanzen wissen wir fast nichts.

Bei vielen Pflanzen besitzen Zellen, die ihrer Zellwand beraubt sind, die Fähigkeit, eine neue Zellwand zu erzeugen. So regenerierten Epidermiszellen von Agave, denen man die Cuticula abgezogen hat, eine neue Cuticula. Auch die ganze Zellwand kann neu gebildet werden. Man hat den Versuch meist so ausgeführt, daß man durch Einlegen der lebenden Objekte in entsprechend konzentrierte Salz- oder Zuckerlösungen eine „Plasmolyse“, d. h. eine Loslösung des Zellkörpers von der Wand bewirkte. So behandelte Zellen bilden dann, wie in

Fig. 1 dargestellt ist, innerhalb der alten Wand eine neue Zellwand aus. Solche Versuche sind mit verschiedenen Algen und auch mit höheren Pflanzen ausgeführt worden, die einzelnen Pflanzen verhalten sich dabei verschieden, längst nicht alle vermögen eine Zellwand neu zu bilden.

Vorbedingung dafür, daß eine ihrer Zellwand ganz oder teilweise beraubte Zelle eine neue Wand ausbildet, ist wohl immer, daß sie noch einen Zellkern enthält. Kernlose Protoplasmaballen, die in plasmolysierten Zellen häufig entstehen, bilden keine neue Membran aus. Starke Verletzungen, vor allem völlige Zerreißungen des protoplasmatischen Wandbelags führen meist rasch zum Tode der verletzten Zellen. Das hängt wohl damit zusammen, daß die Zellen unter einem sehr hohen Turgordruck stehen und deshalb durch eine an und für sich kleine Verletzung schwer beschädigt werden, weil der Turgordruck dadurch aufgehoben und ein Auslaufen des Zellsaftes und eines großen Teiles des Protoplasmas bewirkt wird.

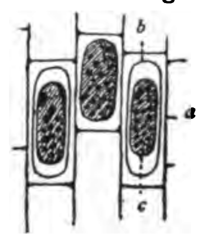


Fig. 1. In Zuckerlösung plasmolysierte und in diesem Zustande weiterkultivierte Zellen aus einem Blatte von Elodea. Die von der alten Wand *a* abgelösten Protoplasten *c* haben eine neue Wand *b* gebildet. In dem Präparat ist diese neue Wand durch Einlegung der Zellen in Salpeterlösung sichtbar gemacht, die von neuem in noch stärkerer Weise plasmolysierend gewirkt hat. (Nach KLEBS.)

Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht die sehr großen vielkernigen Zellen der Siphoneen und mancher Pilze, z. B. der Mucorineen. Hier besteht die ganze Pflanze aus einem einzigen sehr vielkernigen, oft bis zu 30 cm langen und mehrere Zentimeter dicken Protoplasten, der freilich, z. B. bei *Caulerpa*, sehr weitgehend ausgestaltet sein kann und physiologisch und entwicklungsgeschichtlich nicht mehr einer einzelnen Zelle, etwa einer Zelle der phanerogamen Pflanzen entspricht, sondern eher etwa einem in einer festen Außenhaut eingeschlossenen Plasmodium. Bei diesen großzelligen Pflanzen werden Wunden, aus denen zunächst der Zellinhalt ausströmt, ja oft infolge des hohen Innendruckes förmlich ausgespritzt wird, ganz allgemein durch einen Pfropf aus erhärtetem Protoplasma geschlossen, dessen Entstehung unter dem Mikroskop beobachtet werden kann.

Auch nackte, aber kernhaltige Protoplasmamassen, die aus solchen großen Zellen herausgeflossen sind, können sich unter günstigen Umständen neu umhäuten und so zu neuen Pflanzen heranwachsen. Wir müssen uns aber hüten, in diesem Vorgang etwa die „Regeneration einer Zelle aus einem kleinen Bruchstück einer solchen" zu erblicken, ebensowenig wie wir etwa die Entwicklung eines großen Myxomycetenplasmodiums aus einem kleinen Plasmodiumstückchen in dieser Weise auffassen. Es handelt sich vielmehr um die Regeneration eines vielkernigen im Grunde genommen vielzelligen Organismus aus einem Stück desselben. Einzellige Algen, die wie *Bryopsis* oder *Caulerpa* eine weitgehende Differenzierung in einen apikalen blattähnlichen, als Assimilator dienenden Teil und in basale wurzelähnliche Haftorgane erkennen lassen, zeigen bei der Regeneration eine deutliche „polare" Differenzierung: Aus dem basalen Teil eines Zellstückes gehen Haftorgane aus dem apikalen Assimilationsorgane hervor. Diese Polarität ist aber leicht umkehrbar; an *Bryopsis*-Pflanzen, die umgekehrt in den Sand gesteckt werden, wachsen,

wie in Fig. 2 dargestellt, die Spitzen der Assimilatoren direkt zu Haftorganen aus.

Ein- oder wenigkernige Zellen, wie wir sie bei der großen Mehrzahl der Pflanzen finden, überdauern, wie oben gesagt, stärkere Verletzungen wohl nur selten. Eine der wenigen bisher bekannten Ausnahmen bilden die Brennhaarzellen der Brennessel (*Urtica*), deren abgebrochene Spitze vielfach durch eine neue, der alten Spitze ähnlich geformte Zellwand verschlossen wird (Fig. 3). Auch verletzte „ungegliederte" Milchröhren, die im Grunde genommen ebenfalls einzelne, allerdings sehr große Zellen sind, haben ganz allgemein die Fähigkeit, auch größere Verletzungen zu überstehen und in analoger Weise auszuheilen, wie das an Brennhaaren von *Urtica* geschieht. Vielleicht ist es eine allgemeine Regel, daß Zellen, die eine sehr langgestreckte und noch dazu stark verzweigte Form aufweisen, und bei denen deshalb Wunden nicht so leicht zu einem so weitgehenden Ausfließen von Protoplasma führen, besser eine Verletzung überstehen als mehr isodiametrische Zellen.

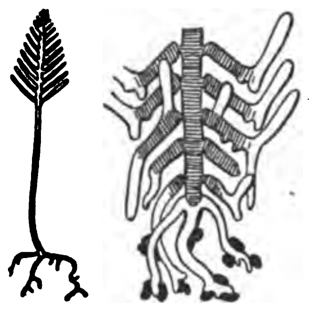


Fig. 2. Links: eine ganze „einzellige" Bryopsis-Pflanze auf 1/2 verkleinert. Rechts etwa sechsfach vergrößerte Spitze einer umgekehrt in Sand eingesteckten Pflanze, die zum Teil zu Haftorganen auswächst. Die alten Teile schraffiert, der in umgekehrter Lage entstandene Neuzuwachs hell. (Nach NOLL.)

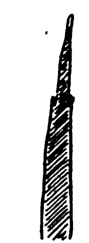


Fig. 3. Brennhaar von Urtica, das an Stelle der abgebrochenen Spitze eine neue gebildet hat. (Nach KÜSTER.)

Aus der Seltenheit von Regenerationserscheinungen an verletzten Zellen — abgesehen von der Regeneration der Zellwand nach Plasmolyse — erklärt sich, daß man nichts darüber weiß, welche Zellteile unbedingt erhalten sein müssen, damit die Zelle noch regenerationsfähig bleiben soll, und in welcher Weise die einzelnen Zellorgane, wie Chromatophoren u. dgl., ergänzt werden. Eine interessante Beobachtung hierüber verdanken wir Rostafinski, der zeigen konnte, daß befruchtete Eizellen des Blasentanges *Fucus vesiculosus* sehr große Zellstücke regenerieren, wenn nur der Zellkern und nicht allzukleine Teile aller konzentrischer Zonen der Zelle erhalten geblieben waren.

II. Die Regenerationserscheinungen an vielzelligen Organismen.

(Der Ersatz verloren gegangener Zellen.)

Regeneration vielzelliger Organismen.

Viel besser als über das Regenerationsvermögen der Pflanzenzellen sind wir unterrichtet über die analogen Erscheinungen an vielzelligen Pflanzen. Wir tun wohl gut, wenn wir ausgehen von der Betrachtung ganz einfacher Organismen, bei denen die Arbeitsteilung und die damit parallel gehende morphologische und physiologische Differenzierung zwischen den verschiedenen Einzelzellen noch wenig ausgebildet ist.

Einfach organisierte Algen und Pilze.

Eine *Oscillaria* oder auch noch eine *Spirogyra* besteht zwar aus zahlreichen Zellen, die in Fadenform zusammenhängen, untereinander durch Plasmodesmen verbunden sind und im gegenseitigen Stoffaustausch stehen, aber alle Zellen sind gleichwertig, und auch das Wachstum und die Zelleinteilung erfolgen in

allen Zellen in gleicher Weise. Dementsprechend hat jede Zelle, die man aus dem Zusammenhang mit ihren Nachbarzellen herausreißt, die Fähigkeit, einfach durch eine Reihe von Teilungen einen neuen Zellfaden aus sich entstehen zu lassen, mit anderen Worten, den ganzen Organismus zu regenerieren.

Höher organisierte Algen und Pilze. Cladophora.

Eine etwas höhere Stufe der Organisation finden wir bei vielen anderen Algen, z. B. schon bei manchen Arten der großen Gattung *Cladophora*, wo zwar ebenfalls der ganze vielzellige Organismus aus einer in Fadenform zusammenhängenden Reihe von Zellen besteht, aber es ist in dem Faden eine gewisse Arbeitsteilung erfolgt, indem die Zellen an dem einen Fadenende als Haftorgane dienende Auswüchse bilden, andere Zellen ausschließlich der Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe dienen, während nur einige oder oft auch nur eine einzige Zelle, die entweder als „Scheitelzellen" am Ende des Fadens oder auch interkalar im Faden liegen können, lebhaft wachsen und sich ständig teilen. Trotzdem hat auch hier jede einzelne, im Fadenverband nicht weiter wachsende und sich nicht weiter teilende Zelle die Fähigkeit, ein erneutes Wachstum aufzunehmen und sich zu teilen, wenn sie etwa durch Plasmolysierung, wie in Fig. 4 dargestellt, aus dem Zusammenhang mit den übrigen Zellen gerissen wird. Aus jeder so isolierten Zelle kann der ganze Organismus hervorgehen. Eine Ausnahme scheinen auffälligerweise gerade die Zellen zu machen, die im unversehrten Zellverband wachsen und sich teilen. Wenigstens gingen Scheitelzellen von Braunalgen (Sphacellariaceen) isoliert regelmäßig zugrunde. Wir haben hier offenbar eine so weitgehende Spezialisierung gerade für die Aufgabe des Wachstums und der Teilung, daß diese Zellen nicht mehr imstande sind, auch nur kurze Zeit sich selbständig zu ernähren, ohne daß ihnen von anderen Zellen her Nahrung zugeführt wird. Diese Scheitelzellen haben demnach die Fähigkeit, im Zusammenhange mit anderen Zellen und ernährt von diesen, den ganzen Organismus aus sich neu zu erzeugen, aber infolge ihrer weitgehenden Spezialisierung sind sie nicht imstande, getrennt von den übrigen Zellen einen neuen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, sie sind, wie man auch sagen kann, isoliert nicht mehr regenerationsfähig.

Sphacellariaceen.

Wir haben demnach in Pflanzen von dieser Organisationsstufe eine Differenzierung in zweierlei Zellen:

Verschieden regenerationsfähige Zellkategorien.

Die eine Kategorie von Zellen ist befähigt, nach Isolierung zu wachsen, sich zu teilen und so einen neuen ganzen Organismus zu liefern, aber solange diese Zellen sich im Gewebeverband befinden, wachsen sie nicht und teilen sich nicht. Durch den Zusammenhang mit den anderen Fadenzellen werden sie, wie man gewöhnlich sagt, „korrelativ" verhindert, sich noch anderweitig auszugestalten. Daß die den einzelnen Zellen innewohnenden Entwicklungsfähigkeiten ganz oder teilweise gehemmt bleiben, ist ja im Grunde genommen eine der wichtigsten Voraussetzungen dafür, daß aus einem „Komplex von Zellen" eine höhere physiologische Einheit, ein „Organismus" wird.

Die andere Kategorie ist ebenfalls befähigt, den Gesamtorganismus aus sich entstehen zu lassen und tut das auch normalerweise, aber isoliert sind Zellen dieser Kategorie nicht imstande zu leben und zu regenerieren.

An derartigen, noch sehr einfachen, im wesentlichen aus nicht weiter ausgestalteten Zellfäden bestehenden Pflanzen, die aber doch schon einen gewissen Gegensatz zwischen den beiden Enden des Fadens erkennen lassen, die „polar differenziert" sind, hat sich gezeigt, daß auch die einzelnen Zellen schon den gleichen Gegensatz zwischen ihren beiden Enden zeigen. Wenn ein *Cladophora*-Faden, der mit dem einen, „basalen" Ende durch Haftorgane an der Unterlage festsitzt, während das andere, „apikale" Ende frei ist, in einzelne Zellen zerlegt wird — durch Plasmolyse z. B. —, dann wächst, wie in Fig. 4 dargestellt, in der Regel jede einzelne Zelle so zu einem Zellfaden aus, daß das bei ihr im alten Fadenverband basal gelegene Ende zur Basis des neuen Fadens wird.

Polarität.

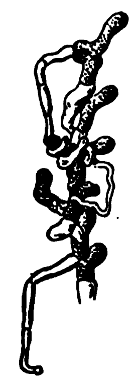


Fig. 4. Stück eines Zellfadens von Cladophora, dessen Zellen durch Plasmolysierung voneinander getrennt wurden und nun jede für sich zu einer neuen Pflanze auszuwachsen beginnen. Am ursprünglichen Faden war die Basis im Bilde unten. (Nach MIEHE.)

Die gleichen beiden Kategorien von Zellen, nämlich einerseits lebhaft wachsende und sich teilende Zellen, die wir als Scheitelzellen oder Vegetationspunktzellen bezeichnen, und von denen normalerweise das ganze Wachstum ausgeht, und anderseits Zellen, die der Ernährung des ganzen Zellverbandes, d. h. des Gesamtorganismus, dienen, finden wir auch bei den noch höher organisierten Pflanzen, aber während bei Pflanzen von der Organisationsstufe der vorhin genannten *Cladophora* die vegetativen Zellen nur durch den Zusammenhang mit den übrigen Zellen korrelativ gehemmt sind, aber bei Isolierung jede für sich zu einem *Cladophora*-Faden auswachsen können, finden wir schon bei den höher organisierten Algen und Pilzen, besonders aber von den Lebermoosen aufwärts, daß nicht mehr alle ausgebildeten Gewebezellen imstande sind, isoliert weiter zu wachsen und sich zu teilen.

Moose.

Ein Teil der Zellen eines Lebermooses, z. B. die Elateren in den Sporangien, die Schleimhaare, teilweise auch die Rhizoiden, sind so irreparabel spezialisiert ausgebildet, daß sie überhaupt nicht mehr wachstums- und noch weniger teilungsfähig sind. Die Elateren stellen sogar im fertig entwickelten Zustande tote Zellen dar.

Während bei Pflanzen von der Organisationshöhe eines Lebermooses zwar ein Teil der Zellen in dieser ganz irreparabeln Weise spezialisiert ist, besitzen sehr viele andere Zellen — wohl die Mehrzahl der Gewebezellen überhaupt — die Fähigkeit des Wachstums und der Teilung. Jede von ihnen kann ein erneutes Wachstum aufnehmen und zu einer ganzen Lebermoospflanze heranwachsen, wenn sie aus dem Gewebeverband gelöst ist, aber solange sie sich im unverletzten Gewebeverbande befindet, bleibt sie korrelativ gehemmt. Die Scheitelzellen, die an der unverletzten Lebermoospflanze den Neuzuwachs aus sich hervorgehen lassen, sind sehr wahrscheinlich — Versuche liegen nicht vor — ebenso wie *Sphacellaria*-Scheitelzellen und aus dem gleichen Grunde isoliert nicht lebensfähig. Wir können demnach von diesem Gesichtspunkte aus an einer Lebermoospflanze drei Kategorien von Zellen unterscheiden. 1. Die Vegetations-

punktzellen, die an der unverletzten Pflanze ausschließlich den Neuzuwachs erzeugen, die aber, aus dem Gewebeverband losgelöst, wegen ihrer sehr weitgehenden Spezialisierung, der Unmöglichkeit sich selbst allein zu ernähren, zugrunde gehen. 2. Gewebezellen, die befähigt sind zu wachsen, sich zu teilen und eine neue Lebermoospflanze aus sich zu erzeugen, deren Wachstum aber im unverletzten Gewebeverband korrelativ gehemmt ist, und die erst nach ihrer einzelnen oder gruppenweisen Lostrennung weiter zu wachsen anfangen. 3. Gewebezellen, die so weitgehend spezialisiert sind, daß sie, auch abgetrennt, nicht mehr wachsen und sich teilen können.

Drei verschieden regenerationsfähige Zellkategorien.

Polarität.

Bei einem Lebermoose und ebenso auch bei einem Laubmoose gehört die große Mehrzahl der ausgebildeten Gewebezellen wohl in Kategorie 2. Die Regenerationsfähigkeit dieser Pflanzen ist dementsprechend eine sehr weitgehende. Schneidet man einen Thallus von *Lunularia* in kleine Stückchen und kultiviert diese unter günstigen Bedingungen weiter, so bilden sich im allgemeinen an den apikalen Schnittflächen eines jeden Stückchens Zellwucherungen, die weiterhin zu einer oder zu mehreren neuen Pflanzen auswachsen. Vgl. Fig. 5 A. Manche Gewebe, so vor allem Zellen aus der Gegend des „Mittelnerven", werden rascher mobilisiert, andere langsamer. Die Polarität, die sich darin äußert, daß im allgemeinen ein neuer Vegetationspunkt sich an der apikalen Schnittfläche ausbildet, ist nicht immer deutlich ausgesprochen, besonders an Stückchen aus älteren, schon weit vom Vegetationspunkt abgelegenen Teilen ist eine Polarität meist nicht nachweisbar. Ebenso wie Thallusstückchen sind auch noch kleine aus dem Stiel der Archegonienträger von Lebermoosen, von *Marchantia* z. B., herausgeschnittene Stücke befähigt, neue Pflanzen aus der Wundfläche hervorsprossen zu lassen (Fig. 5 B).

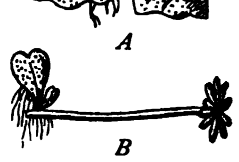


Fig. 5. *A* Stück aus dem Thallus von Lunularia, das an seiner apikalen Schnittfläche einen neuen Thalluslappen regeneriert hat. *B* Abgeschnittener Archegonienträger von Marchantia, aus deren basalem Ende ein neuer Lappen hervorwächst. (Nach VOECHTING.)

Schneidet man aus einem *Lunularia*-Thallus größere oder kleinere Stücke so aus, daß die Scheitelzelle erhalten bleibt, dann regenerieren zwar in der eben geschilderten Weise die abgeschnittenen, scheitelzellfreien Stücke, aber das Stück, das noch mit der Scheitelzelle im Zusammenhange steht, zeigt an den Wundrändern keinerlei Regenerationserscheinungen, sondern wächst nur mittels seiner Scheitelzelle weiter.

Hemmung der Regeneration durch die Scheitelzelle.

Schneidet man an einer *Marchantia*-Pflanze von einem Archegonienträger den Hut ab, läßt aber den Stiel in Verbindung mit dem Thallus, so regeneriert der Stiel überhaupt nicht, geschweige denn, daß aus dem Stumpf ein neuer Hut hervorwüchse. Aus dem ganz abgeschnittenen Hut oder aus dem abgeschnittenen Stiele gehen dagegen, wie eben schon gesagt, neue, junge Pflanzen hervor. Die korrelative Hemmung der im unverletzten Gewebeverband liegenden, an sich noch wachstums- und teilungsfähigen Zellen geht demnach zweifellos von der Scheitelzelle der betreffenden Thalluslappen aus.

Charakteristisch für alle diese bisher besprochenen Regenerationserscheinungen bei *Lunularia* und *Marchantia* ist demnach, daß die Neubildungen nicht

einen Ersatz verlorener Teile liefern, nicht das regenerierende Teilstück zu einem ganzen Thallus ergänzen, sondern die Neubildungen entwickeln sich zu völlig neuen Pflanzen, die bald auch von dem regenerierenden Stücke unabhängig werden. Immerhin kommen auch bei Lebermoosen Neubildungen nach Verletzungen vor, durch die ein verloren gegangenes Organ direkt ersetzt wird: Wenn Rhizoidzellen abgeschnitten werden, so wächst gelegentlich, wie Fig. 6 zeigt, eine an der Ansatzstelle des abgeschnittenen Rhizoids gelegene Zelle in die noch vorhandene Haut des alten Rhizoids hinein und wächst weiterhin zu einem Ersatzrhizoid aus.

Im wesentlichen analog den für die Lebermoose geschilderten sind die Regenerationserscheinungen bei den Laubmoosen. Es ist auch hier möglich, aus kleinen isolierten Gewebekomplexen Zellwucherungen zu erhalten, die zunächst zur Form des Protonema, d. h. der Jugendform der haploiden Moospflanze, und dann weiterhin zu fertig ausgebildeten Moospflanzen heranwachsen. Wie bei vielen Lebermoosen, so werden auch bei vielen Laubmoosen schon normalerweise mehr oder weniger für diese Zwecke differenzierte kleine Gewebestückchen als „Brutknospen" oder andere Organe der vegetativen Vermehrung abgeworfen und spielen in der Vermehrung der betreffenden Arten eine große Rolle.

Fig. 6. Ersatz eines abgerissenen Rhizoids von Marchantia durch Auswachsen einer Zelle an der Basis der Rhizoidzelle. (Nach KNY.)

Diploide Gametophyten bei Laubmoosen.

Von großem theoretischen Interesse ist es, daß auch die diploiden Sporophyten der Moose in entsprechender Weise regenerieren. Wider alle Erwartung geht aber aus einem isolierten diploiden Gewebestück, etwa aus dem Stiel einer Moosfrucht, nicht eine Pflanze hervor, die sich wie eine Diplont verhält, d. h. zu einer Moosfrucht, zu einem Sporogon auswächst, sondern es entsteht ein Protonema und daraus weiterhin eine Moospflanze, die aber im Gegensatz zu den sonst haploiden Protonemen und Moospflanzen diploide Zellkerne hat. Entsprechend der auch sonst so häufig beobachteten „Kernplasmarelation" sind die Zellen dieser diploiden Moospflanzen doppelt so groß als die der entsprechenden Haploiden (Marchal).

Solche künstlich erzeugte diploide Moospflanzen haben auch Sexualorgane gebildet und nach einer regelrechten Befruchtung Sporogone erzeugt, die entsprechend ihrer Entstehung aus zwei diploiden Sexualzellen nun Tetraploid waren. Die Sporen dieser tetraploiden Sporogone sind wieder diploid, es findet also nur eine einmalige Reduktion statt. Wie weit die Summierung der Chromatinelemente auf diesem Wege der Regeneration aus Sporophyten gehen kann, müssen weitere Versuche zeigen.

Höhere Pflanzen.

Eine sehr ähnliche Sachlage wie bei den Moosen finden wir bei allen höheren Pflanzen. Wir haben hier zunächst die normalerweise allein den Neuzuwachs erzeugenden Vegetationspunktzellen, die man auch als embryonale Zellen bezeichnet, und die einzeln oder gruppenweise isoliert zugrunde gehen. Ganz entsprechend den Scheitelzellen bei Algen und Moosen, sind auch alle diese embryonalen Zellen der höheren Pflanzen im Grunde genommen nicht etwa noch

Verschiedene Zellkategorien.

ganz undifferenzierte und noch gar nicht spezialisierte Zellen, sondern *sie sind gerade als „Wachstums- und Teilungszellen" spezialisiert* und damit abhängig von der Ernährung durch andere Zellen geworden.

Wir können ferner ganz entsprechend den Verhältnissen bei den Moosen auch die dritte Kategorie unterscheiden, d. h. Gewebezellen, die sehr weitgehend in anderer Richtung spezialisiert sind, zum Teil so weitgehend, daß sie in fertig ausgewachsenem Zustande *tot* sind, wie Bastzellen, Gefäße, Tracheiden, Libriformzellen, und die deshalb auch weder im Gewebeverband noch nach Isolierung wachstumsfähig sind.

Die zweite Zellkategorie, die wir bei den Lebermoosen unterschieden hatten, d. h. Zellen, die *isoliert* wachstums- und teilungsfähig sind, die aber im Gewebeverband sich normalerweise nicht selbständig weiter entwickeln, finden wir auch bei allen höheren Pflanzen. Aber während es bei Lebermoosen leicht möglich ist, *einzelne* derartige Zellen, oder wenigstens kleine Gruppen von solchen, die aus dem Gewebeverband losgelöst sind, am Leben zu erhalten und zu neuen Pflanzen auswachsen zu lassen, ist es bei höheren Pflanzen bisher nicht gelungen, solche Zellen *einzeln* oder auch nur *in kleinen Gruppen abgetrennt* längere Zeit zu kultivieren. Sie starben bei den bisher angewendeten Kulturmethoden meist sehr rasch ab. Dagegen gelingt es vielfach leicht, diese Zellen im Zusammenhang mit größeren Gewebekomplexen — auch ganz anderer Spezies —, von denen aus sie ernährt werden, zu Wachstum und Zellteilung und weiterhin zur Erzeugung neuer Pflanzen zu bringen.

Solche noch wachstums- und teilungsfähige Zellen, die aber durch den Zusammenhang mit den übrigen Geweben an einem eigenen Wachstum verhindert sind, und die an der unverletzten Pflanze durch den Einfluß der umgebenden Zellen in eine bestimmte Differenzierung gedrängt werden, haben wir bei den höheren Pflanzen zu sehen zunächst in *allen* noch sehr *jugendlichen Zellen* — also auch in Zellen, die später unter dem Einfluß ihrer Umgebung zu Bastzellen oder zu Gefäßen u. dgl. werden würden —, aber auch ziemlich weitgehend spezialisierte Zellen, z. B. die Zellen der Blattepidermis mancher *Begonia*-Arten, verschiedene parenchymatische Zellen aus den Gefäßbündeln u. a. gehören hierher.

Stört man den normalen Zusammenhang derartiger Zellen mit dem übrigen Gewebe, trennt man sie vor allem aus dem Konnex mit ihren Vegetationspunkten, so setzt ein im einzelnen je nach der Art der Störung verschiedenes selbständiges Wachstum ein. Was weiter aus diesen so mobilisierten Zellen wird, hängt ab von den Außeneinflüssen, welche weiterhin auf sie einwirken. Solche Außeneinflüsse kommen zunächst von außerhalb der Pflanze, wie Licht, Feuchtigkeit, Temperatur usw., *vor allem aber sind es auch Einflüsse, die ausgehen von den Zellen und Geweben, mit denen diese mobilisierten Zellen noch in Verbindung geblieben sind.*

„Nützlichkeit" der Regenerationserscheinungen.

Die Erscheinung, daß in den verschiedensten Teilen und Organen, auch der am höchsten organisierten Pflanzen, sich noch Zellen befinden, die in der eben geschilderten Weise mobilisiert werden können, ist im Laufe der Phylogenie vielfach in einer „zweckdienlichen" Weise ausgebildet worden. Wir finden jedenfalls

bei den höheren Pflanzen, daß das, was aus solchen durch irgendwelche Verletzung mobilisierten Zellen hervorgeht, häufig (durchaus aber nicht immer!) geeignet ist, dem ursprünglich verletzten Gesamtorganismus zu nützen, oft auch als Ersatz für den durch die Verletzung verloren gegangenen Teil zu dienen.

Man muß sich aber sehr hüten, deswegen nun unbedingt in allen „Regenerationserscheinungen" eine mehr oder weniger zweckdienliche Reaktion zu sehen, eine gewisse Zweckdienlichkeit als selbstverständlich vorauszusetzen.

Verschiedenheit der Regenerationserscheinungen bei Pflanzen und Tieren.

Bei den höheren Tieren ist es häufig, daß die aus den Wunden oder aus der Nähe von Wunden entstehenden Neubildungen in sehr weitgehender Weise als ein Ersatz des verloren gegangenen Teiles erscheinen. Schneidet man einem Molch ein Bein ab, so wächst aus der Wunde ein neues, bricht man einer Eidechse den Schwanz ab, so regeneriert die Wundfläche einen neuen Schwanz. Bei den meisten höheren Pflanzen stellen demgegenüber Neubildungen, die aus der Wunde oder aus deren Nähe entstehen, nur in äußerst seltenen Fällen einen direkten Ersatz des verloren gegangenen Teiles dar. Es wird also im allgemeinen nicht etwa ein abgeschnittenes Blatt durch ein aus dem Stumpf des Blattstieles hervorsprossendes Regenerat und ebensowenig eine abgeschnittene Wurzel durch eine Neubildung aus der Wundfläche ersetzt.

Daß die Fähigkeit zur Bildung der Ersatzorgane aus der Wundfläche bei Pflanzen so selten ist, hängt wohl damit zusammen, daß, vor allem für die höheren Pflanzen, der direkte Ersatz wenig Nutzen böte, weil sie alle kein abgeschlossenes Wachstum haben, sondern mit Hilfe der an den Sproß- und Wurzelspitzen liegenden Vegetationspunkte ständig weiter wachsen und neue Organe ausbilden. Den Ersatz verloren gegangener Teile liefert darum in sehr weitem Umfange der an den Vegetationspunkten entstehende Neuzuwachs. Schneidet man einem jungen Pappelbäumchen alle Blätter ab, so erfolgt von den Wunden aus gar nichts, aber die Sproßspitzen wachsen in verstärktem Maße weiter und die an ihnen entstehenden Blätter dienen als Ersatz für die abgeschnittenen.

Ersatzbildungen an den Vegetationspunkten.

Dazu kommt dann noch etwas anderes. Außer den in Tätigkeit befindlichen Vegetationspunkten finden sich in sehr großer Zahl an den höheren Pflanzen ruhende Vegetationspunkte. In der Achsel eines jeden Blattes wird ein Vegetationspunkt angelegt, aber nur die allerwenigsten von diesen Seitenknospen kommen in normaler Weise zur Entwicklung, sie sind „korrelativ gehemmt", in ähnlicher Weise, wie die an sich auch noch wachstums- und teilungsfähigen Gewebezellen normalerweise, d. h. im Gewebeverband, auch gehemmt sind. Sie können aber im Falle des Verlustes des Hauptvegetationspunktes oder aus anderen Gründen austreiben. Ähnlich liegen die Dinge, wie nachher im einzelnen besprochen werden soll, auch bei den Wurzeln. Ersatzbildungen für verloren gegangene Teile werden jedenfalls bei den höheren Pflanzen zum allergrößten Teil auf diesem indirekten Wege erzeugt.

Außer dadurch, daß solche mehr oder weniger weit vorgebildete, für gewöhn-

lich aber ruhende Vegetationspunkte unter dem Einfluß einer Verletzung mit Wachstum beginnen und in vielen Fällen einen Ersatz liefern, kann — freilich nur in sehr seltenen Fällen — ein verloren gegangenes Organ mehr oder weniger direkt auch durch Neubildungen ersetzt werden, die aus der Wunde selbst hervorgehen. Drittens endlich können, ebenfalls infolge von Verletzungen, schon mehr oder weniger weit ausgebildete Gewebe umdifferenziert werden, eine andere Funktion und damit auch einen anderen Bau erhalten. Gelegentlich können wir beobachten, daß gleichzeitig alle drei Wege beschritten werden. Sproßachsen, Wurzeln, Blätter und andere Organe verhalten sich dabei etwas verschieden, so daß es sich wohl empfiehlt, die Regenerationserscheinungen an diesen verschiedenen Pflanzenteilen gesondert zu betrachten.

Sproßachsen. Ersatzbildungen aus in der Nähe der Wundfläche gelegenen vorgebildeten Organanlagen

A. Sproßachsen. Schneidet man einem wachsenden einjährigen Zweige einer Pappel das obere Ende ab oder verhindert den an der Spitze liegenden Hauptvegetationspunkt durch Eingipsen oder auf eine andere Weise am Weiterwachsen, so treibt eine Anzahl der am meisten apikal gelegenen, bis dahin ruhenden Knospen in den Achseln der Blätter aus und eine von ihnen, meist die oberste, übernimmt die Rolle der abgeschnittenen Spitze. Ruhende Knospen finden sich auch noch an alten Stammstücken in großer Zahl. Auch Knospen, die normalerweise zu Kurztrieben oder zu Infloreszenzen oder sonstigen Organen mit begrenztem Wachstum geworden wären, können auf diesem Wege dazu gebracht werden, daß sie als Langtriebe auswachsen. Man kann solche, sonst nicht austreibende Knospen auch auf eine andere Weise zum Austreiben bringen: Man braucht einen Zweig nur an einer Stelle zu ringeln, d. h. ein Stück weit seiner Rinde zu berauben; an dem basalwärts von der Ringelung gelegenen Stücke treiben dann die sonst ruhenden obersten Knospen aus. Genau wie eine Ringelung wirkt auch eine starke Einschnürung der Rinde, durch eine feste Umwicklung eines Zweiges mit Draht etwa. Die „Hemmung", die von dem wachsenden Hauptvegetationspunkte auf die Achselknospen ausgeübt wird, muß demnach wohl im wesentlichen in der Rinde fortgeleitet werden. Wahrscheinlich beruht die Hemmung größtenteils darauf, daß der Hauptvegetationspunkt das zu den Neubildungen nötige Baumaterial an sich reißt, und nur wenn der Zustrom der Baustoffe zu ihm in irgendeiner Weise aufgehoben wird, treiben die sonst ruhenden Knospen aus.

Auch an Stellen, an denen von irgendwie vorgebildeten Knospen nichts zu sehen ist, können sich bei vielen höheren Pflanzen Sproßvegetationspunkte aus schon weitgehend anderweitig differenzierten Zellen entwickeln. Die verschiedenen Pflanzenspezies zeigen hierin allerdings sehr große Unterschiede. Noch ziemlich weit verbreitet finden wir die Erscheinung, daß an jungen Keimpflanzen aus dem Hypokotyl Adventivsprosse entstehen, sei es normalerweise schon, sei es nur, wenn der Hauptvegetationspunkt der Keimpflanze zerstört oder an seinem Wachstume gehindert ist. Besonders manche Scrophulariaceen, *Linaria* und *Antirrhinum* z. B., zeigen diese Erscheinung sehr deutlich. An älteren Pflanzen entstehen Adventivvegetationspunkte seltener. Es gibt jedoch Pflanzen, wie die merkwürdige *Begonia phyllomaniaca*, die massenhaft

auf älteren Sproßteilen und ebenso übrigens auch auf Blättern und auf Blattstielen Adventivvegetationspunkte bilden.

Während Sproßvegetationspunkte in Form von mehr oder weniger deutlich differenzierten ruhenden Knospen an den Sprossen der höheren Pflanzen in Menge angelegt sind, finden wir nur selten anatomisch deutlich differenzierte junge, ruhende Wurzelvegetationspunkte, weder an Wurzeln noch an Sprossen, aber Wurzeln sowohl wie Sprosse sind in sehr großem Umfange befähigt, auch ohne Verletzungen, Wurzelvegetationspunkte neu zu bilden, und so Wurzeln aus sich hervorwachsen zu lassen. Biegt man z. B. von einem Weidenbusch einen Zweig nach abwärts und bedeckt ihn ein Stück weit mit Erde, so treten an diesem Stücke, auch ohne jede Verwundung, Wurzeln in großer Zahl auf. Das gleiche kann man erzielen, wenn man in anderer Weise ein Stück eines Weidenzweiges etwa durch Einwickeln mit feuchtem Moos lange Zeit sehr feucht hält. Bei vielen Pflanzen kann man die Anlegung von Wurzelvegetationspunkten und weiterhin die Ausbildung von zahlreichen Wurzeln auch an den frei in die Luft ragenden Zweigen bewirken, wenn man nur für sehr große Luftfeuchtigkeit sorgt.

Diese fast allgemein verbreitete Fähigkeit zur Ausbildung von Wurzeln an den Sprossen aus neu gebildeten Wurzelvegetationspunkten wird aber durch Verwundungen sehr weitgehend beeinflußt. Schneidet man einer Pflanze, etwa einer jungen Kohlpflanze, die Wurzel völlig ab, schützt den wurzellosen Sproß aber vor dem Vertrocknen, dann entstehen aus dem basalen Teil des Stengels zahlreiche Seitenwurzeln.

Wir haben also auch hier die Erscheinung, daß die an sich mögliche Neudifferenzierung und Ausbildung von Seitenwurzeln an den Sprossen gehemmt ist, solange die Pflanzen ihre ursprünglichen Wurzeln besitzen, und daß die Entfernung der Wurzeln diese Hemmung behebt. Wie die Entfernung der vorhandenen Wurzeln wirkt auch die völlige Inaktivierung durch Eingipsen oder durch starke Abkühlung. Auch dadurch, daß man eine Pflanze nur an einer Stelle ringelt, den Stengel rundum seiner Rinde beraubt, wird das Austreiben von Seitenwurzeln unmittelbar oberhalb der Ringelung bewirkt, d. h. also an der Basis des Sproßstückes, das infolge der Ringelung mit der Wurzel nicht mehr, oder doch nur noch in sehr beschränktem Maße durch lebende Zellen in Verbindung steht. Vielfach genügt sogar schon eine teilweise, nicht um den ganzen Stengel herumgehende Ringelung, um unmittelbar oberhalb davon Wurzelbildungen auszulösen. Zur Weiterbildung gelangen alle diese Wurzeln freilich nur, wenn die betreffenden Pflanzen, oder wenigstens die Stellen, an denen die Wurzeln entstehen, sehr feucht gehalten werden.

Diese Fähigkeit der meisten höheren Pflanzen zur Bildung von Wurzeln aus Sproßstücken wird in der gärtnerischen Praxis in großem Maßstab zur vegetativen Vermehrung durch Stecklinge benützt.

Neubildungen aus der Wundfläche selbst.

Die bisher besprochenen, großenteils ja als Ersatz dienenden Neubildungen gehen nicht aus der Wundfläche, sondern aus anderen Stellen des verletzten Sprosses hervor. In vielen Fällen kommt es auch tatsächlich zu keinerlei Re-

generationserscheinungen aus der Wundfläche, in anderen Fällen dagegen gehen auch aus der Wunde selbst Neubildungen hervor. Die verschiedenen Pflanzenspezies verhalten sich hierin sehr ungleich. Was aus einer Wundfläche hervorgeht, ist ebenfalls im einzelnen sehr verschieden, je nach der Spezies, je nach dem Ort der Wunde, und ferner aber auch sehr verschieden, je nach den Außenbedingungen, unter denen sich die Pflanze befindet, d. h. nach der Ernährung, nach der Temperatur, nach der Feuchtigkeit usw. Ganz jugendliche Teile der Sprosse, vor allem die Vegetationspunkte selbst, zeigen etwas andere Regenerationserscheinungen aus der Wunde als ältere, es empfiehlt sich daher wohl, die Regenerationserscheinungen aus den Wunden ganz jugendlicher Sproßteile und aus älteren fertig differenzierten gesondert zu betrachten.

Sproßvegetationspunkte selbst, von denen ein kleiner Teil entfernt worden ist, regenerieren das verloren gegangene Gewebe sehr wahrscheinlich häufig völlig. Sicheres wissen wir hier jedoch nur sehr wenig. Es sind aber doch einige Fälle bekannt, in denen an einem längsgespaltenen Vegetationspunkte jede Hälfte von der Wunde her die ihr fehlende andere regeneriert hat, so daß eine völlige dichotome Gabelung in zwei Vegetationspunkte erfolgte. Es ist schwierig, sicheres Tatsachenmaterial über diese Fragen zu gewinnen, weil auch sehr kräftig wachsende Vegetationspunkte, die verletzt worden sind, meist eine ganz ausgesprochene Wachstumshemmung zeigen, so daß benachbarte, bis dahin ruhende Vegetationspunkte austreiben.

Bei jugendlichen Sproßenden, in denen die Gewebedifferenzierung noch nicht sehr weit fortgeschritten ist, geht aus der ganzen Wundfläche eine als „Callus" bezeichnete Zellwucherung hervor. Dieser Callus entsteht durch Wachstum und Teilung der durch die Wunde bloßgelegten, noch nicht zu weit differenzierten Zellen; vor allem die parenchymatischen Elemente, sowie die Procambiumstränge beteiligen sich an der Callusbildung. Zellen, die in der Differenzierung zu Gefäßen begriffen sind, zeigen sich dagegen schon sehr frühzeitig unfähig zu weiteren Zellteilungen. Der Callus besteht zunächst aus einem dicht gefügten, an Interzellularen armen parenchymatischen Gewebe zartwandiger Zellen. Was aus dem Callus weiterhin wird, soll erst nachher im Zusammenhang mit den an älteren Sproßstücken entstehenden Callusbildungen besprochen werden. Die weitere Entwicklung ist in beiden Fällen die gleiche.

Werden ältere Sproßstücke durch einen Schnitt verletzt, so zeigt bei den monocotylen Pflanzen die Wundfläche sehr häufig keinerlei Regenerationserscheinungen. Bei den Dicotylen und Gymnospermen dagegen wird eine Anzahl von Zellen, und zwar vor allem die Cambiumzellen, ferner aber auch sehr viele parenchymatische Zellen aus der primären Rinde, aus den Siebteilen und oft auch aus dem Mark durch die Verletzung zu lebhaftem Wachstum und lebhaften Teilungen angeregt. Es entsteht auf diese Weise ebenfalls ein Callus, der sich von dem an ganz jugendlichen Sprossen auftretenden Callus nur dadurch unterscheidet, daß er nicht aus der ganzen Schnittfläche hervorgeht, sondern im wesentlichen in Form eines Ringwalles aus der Cambiumregion (Fig. 7 und 8) und öfters auch noch außerdem als ein zweiter Ringwall aus der Grenze zwischen

Holz und Mark. Was weiter aus dem Callus wird, ist je nach der Spezies und vor allem auch nach der Art und dem Ort der Verletzung sehr verschieden, das mag an einigen Beispielen gezeigt werden. Schneidet man an einem älteren Pappelzweig durch einen tangential verlaufenden Längsschnitt (Fig. 7) ein Stück Rinde und Holz ab, so entwickelt sich auf der Linie, in welcher die Schnittebene die Cambiumregion getroffen hat, eine Calluswucherung, im übrigen erfolgt auf der Schnittfläche keinerlei Regeneration. In dem Calluswulst differenziert sich sehr bald eine Cambiumzone, deren Verlauf aus der Fig. 9 zu ersehen ist. Durch die weitere Tätigkeit dieses Cambiums wird, wie vor allem aus Fig. 9b zu sehen ist, reichliches „Wundholz" gebildet und die Wundfläche rasch überwallt. An Bäumen können auf diese Weise auch sehr große Längswunden schließlich völlig geschlossen werden.



Fig. 7. Stück eines älteren Pappelzweiges mit einer Quer- und einer Längswunde. Calluswucherung aus der Cambiumregion.

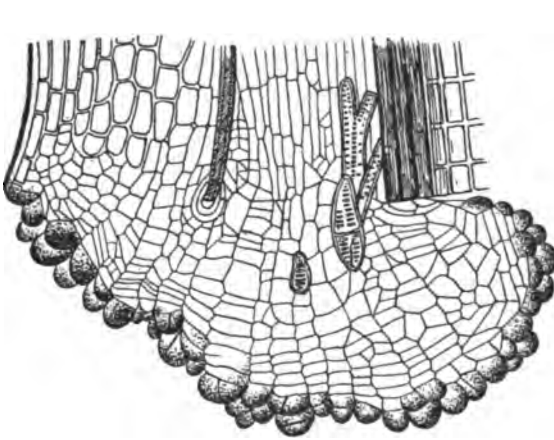


Fig. 8. Längsschnitt durch den im wesentlichen aus dem Cambium und aus der jungen Rinde hervorgegangenen Calluswulst eines quergeschnittenen Weidenzweiges. (Nach STOLL). Man sieht, wie der Callus das nicht regenerierende Holz ein Stück weit überwuchert (rechts im Bilde).

Schneidet man einen Pappelzweig senkrecht zu seiner Längsachse ab, bindet aber das abgeschnittene Ende mittels eines Schienenverbandes (Fig. 10V) in seiner alten Stellung fest und schützt es durch ein darüber gestülptes Glasgefäß gegen Vertrocknung, so entstehen auf der oberen sowohl wie auf der unteren Schnittfläche in der Cambiumregion Wülste von Callusgewebe (K in Fig. 10). Beide Wülste, der von unten und der von oben her wachsende, werden sehr bald zusammenstoßen und man kann leicht beobachten, daß die Calluszellen der beiden Wülste sich eng aneinander legen, so daß es schon nach kurzer Zeit schwer hält, zu erkennen, wie die Grenze der beiden Calli verläuft. Weiterhin nehmen nun in den beiden Calluswülsten, die so zunächst eine Verbindung zwischen den beiden Zweigstücken in einer Zone hergestellt haben, die anschließt an die Cambien der beiden Schnittflächen (Fig. 10b), die Zellen völlig den Charakter von Cambiumzellen an, erzeugen nach innen Holz- und nach außen Rindegewebe, und auf diese Weise ist in kurzer Zeit eine leitende Verbindung des oberen und des unteren Zweigstückes durch die Schnittwunde hindurch wiederhergestellt.

Schneidet man einen entsprechenden Zweig ebenfalls ab, entfernt aber das abgeschnittene Ende und schützt es in irgendeiner Weise gegen Vertrock-

nung, am besten, indem man es mit dem unteren Ende in feuchten Sand steckt und außerdem in möglichst feuchter Luft hält, so entsteht ebenfalls aus beiden Schnittflächen ein Calluswulst, der aber jetzt eine völlig andere Differenzierung erleidet. Betrachten wir zunächst das Schicksal des Callus, der auf der unteren basalen Schnittfläche des abgeschnittenen Zweiges entsteht. Er wird sich sehr stark entwickeln, oft geht ein knollenförmiges, höckeriges Gebilde aus ihm hervor und weiterhin entstehen in ihm, ebenso wie auch aus der Rinde des basalen

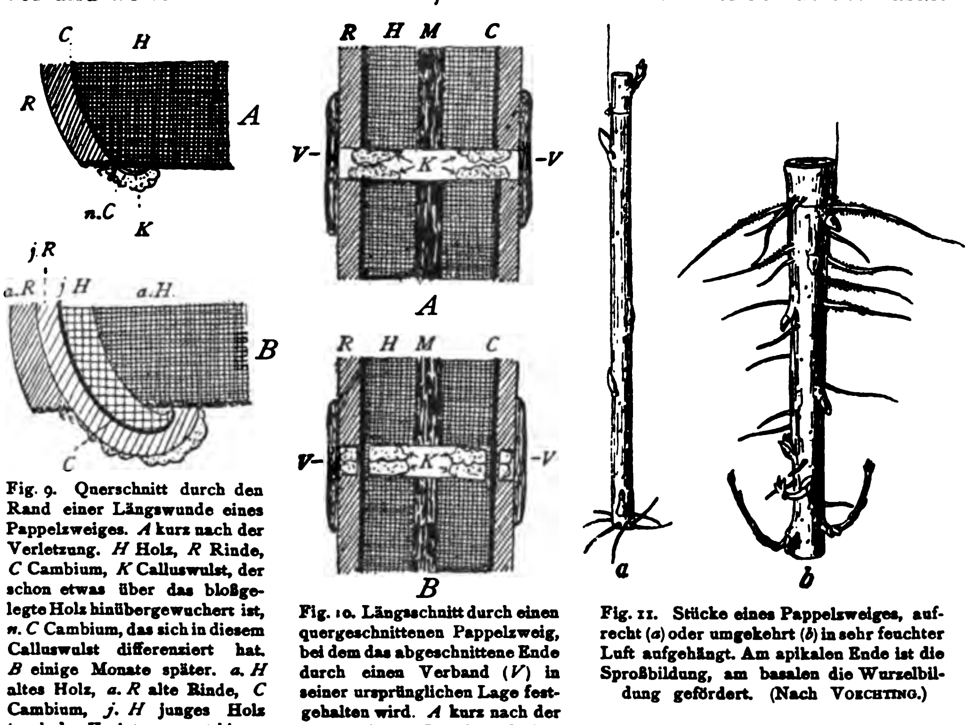


Fig. 9. Querschnitt durch den Rand einer Längswunde eines Pappelzweiges. *A* kurz nach der Verletzung. *H* Holz, *R* Rinde, *C* Cambium, *K* Calluswulst, der schon etwas über das bloßgelegte Holz hinübergewuchert ist, *n. C* Cambium, das sich in diesem Calluswulst differenziert hat. *B* einige Monate später. *a. H* altes Holz, *a. R* alte Rinde, *C* Cambium, *j. H* junges Holz (nach der Verletzung erst hinzugekommen), *j. R* junge Rinde.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen quergeschnittenen Pappelzweig, bei dem das abgeschnittene Ende durch einen Verband (*V*) in seiner ursprünglichen Lage festgehalten wird. *A* kurz nach der Verwundung. *B* einige Wochen später. *R* Rinde, *H* Holz, *C* Cambium, *M* Mark, *K* Callus.

Fig. 11. Stücke eines Pappelzweiges, aufrecht (*a*) oder umgekehrt (*b*) in sehr feuchter Luft aufgehängt. Am apikalen Ende ist die Sproßbildung, am basalen die Wurzelbildung gefördert. (Nach Vöchting.)

Endes des Zweigstückes, zahlreiche Wurzeln. Anders verhält sich der Callus, der auf der oberen — apikalen — Schnittfläche des Zweigstumpfes entstanden ist. Aus ihm differenzieren sich (Fig. 7) in sehr großer Zahl, oft über 100, neue Sproßvegetationspunkte, von denen gewöhnlich sehr zahlreiche zu Zweigen auswachsen.

Wir sehen also, daß in diesem letztgenannten Falle der Callus sich sehr verschieden differenziert, je nachdem, ob er einer apikalen oder basalen Schnittfläche aufsitzt. Das entspricht der schon vorhin erwähnten Beobachtung, daß am apikalen Ende eines geköpften Zweiges bis dahin ruhende Knospen austreiben, während am basalen Ende eines abgeschnittenen Zweiges Wurzeln entstehen.

Oder, wenn aus einem Pappelzweige ein Stück herausgeschnitten wird, das nur ruhende Knospen enthält, und wenn man dieses Stück im feuchten Raum aufrecht oder umgekehrt aufhängt (Fig. 11), dann werden die an seinem api-

kalen Ende befindlichen Knospen im allgemeinen allein oder doch rascher und kräftiger austreiben als die an der Basis. Adventivwurzeln dagegen werden ausschließlich an der Basis gebildet. Aus dem Callus an der apikalen Schnittfläche entstehen in diesem Falle Adventivvegetationspunkte, aus dem an der basalen Wurzeln.

Polaritätserscheinungen.

Man bezeichnet die uns unbekannte Ursache der Erscheinung, daß die beiden Enden eines Pflanzenteiles, das der Wurzel und das dem Sproßvegetationspunkte zugekehrte, sich hinsichtlich der aus ihnen entstehenden Organe verschieden verhalten, als **Polarität**; wir hatten eine solche Polarität schon früher bei der Besprechung der Regeneration von Algen und Moosen kennen gelernt. Wir dürfen aber deshalb, weil wir das weiter nichts erklärende eine Wort geschaffen haben, nicht annehmen, daß allen diesen Erscheinungen nur eine einzige Ursache zugrunde läge. Wahrscheinlich hängen die Polaritätserscheinungen ab von sehr vielen verschiedenen Dingen, von denen, wie Goebel besonders betont hat, die Richtung der normalen Stoffleitung durch die unverletzten Organe eines der wesentlichsten ist. Dieser Richtung ist vielleicht schon der Bau der einzelnen Zellen entsprechend.

Man braucht ein Sproßstück nicht völlig aus einem Zweig heraus zu schneiden, um ihm einen eigenen apikalen und basalen „Pol“ zu schaffen, es genügt schon, daß man einen Zweig ringelt. Ein zwischen zwei Ringelungen gelegenes Stück verhält sich hinsichtlich der Polarität, d. h. hinsichtlich der Art der Regenerate, die an den so geschaffenen beiden Polen entstehen, wie ein völlig herausgeschnittenes Stück.

Dieser Polarität läßt sich durch äußere Einwirkungen, wie Feuchtigkeit, Schwerkraft usw., entgegenarbeiten, sie kann quasi neutralisiert werden, aufhebbar ist sie aber bei den höheren Pflanzen nicht. So wird, wie wir früher schon gehört haben, die Ausbildung von Wurzeln an einem Sproßstück durch Feuchthaltung sehr gefördert, durch Trockenheit gehemmt. Hält man dementsprechend an einem abgeschnittenen Pappelzweige das basale Ende sehr trocken, das apikale dagegen sehr feucht, dann entwickeln sich am apikalen Ende Wurzeln, während am basalen Ende die Wurzelanfänge quasi stecken bleiben, nur als kleine Höcker auf der Rinde der Zweige sichtbar werden. Am einfachsten führt man den Versuch so aus, daß man eine Anzahl Pappelzweige verkehrt, d. h. mit dem apikalen Ende nach unten, als Stecklinge einpflanzt. An den umgekehrt gesteckten Zweigen treiben öfters die Knospen ziemlich gleichmäßig aus, meist aber zeigen auch hier die apikalen, die also teils im Sand, teils unmittelbar darüber liegen, ein stärkeres Wachstum.

Bei im übrigen gleich behandelten aber mit dem basalen Ende in den Sand gesteckten Zweigen erfolgt die Wurzelbildung nur an der Basis und vor allem geht sie sehr viel rascher vor sich und die Wurzeln sind kräftiger.

Man hat nun vielfach versucht, die Polarität eines Sproßstückes zu ändern, indem man es durch geeignete Operation zwang, längere Zeit der Stoffleitung in gerade umgekehrter Weise zu dienen als bisher. Man hat z. B. Zweige von

Efeu (*Hedera*) oder von wildem Wein (*Ampelopsis*), die in der eben geschilderten Weise als Stecklinge umgekehrt gepflanzt waren, und die an ihren apikalen Enden Wurzeln und basalwärts davon Knospen getrieben hatten, weiter kultiviert. Das ist möglich, aber es entstehen apikal von den Wurzeln fortwährend neue Sprosse, die man stetig entfernen muß, wenn der eine basal von den Wurzeln sitzende Sproß nicht absterben soll. Sproßstücke, die in dieser Weise mehrere Jahre in verkehrter Richtung der Stoffleitung gedient hatten, zeigten trotzdem, als sie nach dieser Zeit wieder in Stücke geschnitten wurden, noch die alte Polarität unverändert.

Eine, im einzelnen allerdings ungleich deutliche, Polarität zeigen bei der Regeneration wohl alle Sproßteile, aber es ist nicht bei allen Spezies und nicht bei allen Sprossen nun gerade am basalen Ende die Wurzelbildung, am apikalen die Sproßbildung gefördert. Es gibt auch Sprosse, die sich darin umgekehrt verhalten, z. B. die Rhizomknollen von *Cordyline*- und *Yucca*-Arten. Zweifellos besteht zwischen der polaren Orientierung — welches Ende „Sproßpol" und welches „Wurzelpol" ist — und dem Wege, in dem durch die betreffenden Organe normalerweise die Leitung der „plastischen Stoffe" erfolgt, eine gewisse Beziehung.

Außer durch die Polarität wird die Art der Regenerate, die an einer bestimmten Stelle entstehen, und vor allem ihre weitere Entwicklung auch noch durch andere, ebenfalls von dem regenerierenden Stücke ausgehenden Einflüsse bedingt. Im wesentlichen handelt es sich dabei wohl um Ernährungseinflüsse. Zweigstecklinge von einer zweijährigen Grünkohlpflanze (*Brassica oleracea*) bilden nur ganz wenige Blätter aus und beginnen dann schon als kleine Pflänzchen zu blühen. Stecklinge von einjährigen Pflanzen wachsen zu vegetativ kräftig entwickelten, im allgemeinen erst im folgenden Jahre blühenden Pflanzen heran. Im Herbst gemachte Stecklinge von zweijährigen Pflanzen, die bereits abgeblüht haben, verhalten sich dagegen meist wieder wie Stecklinge von einjährigen Pflanzen. Analoge Beobachtungen hatten schon Julius Sachs dazu gebracht, anzunehmen, daß es hier auf das Vorhandensein und Fehlen von ganz bestimmten „blütenbildenden Stoffen" in den regenerierenden Teilen ankäme. Wahrscheinlich handelt es sich dabei freilich weniger um bestimmte, für Blätter, Blüten usw. verschiedene „organbildende Stoffe", als darum, in welchem Mengenverhältnis die verschiedenen elementaren Reservestoffe, wie Stickstoffverbindungen, verschiedene Salze, Kohlenhydrate usw., vorhanden sind. Sicheres weiß man aber über alle diese Fragen noch recht wenig.

Verschiedene Regenerationsfähigkeit verschiedener Pflanzenarten.

Eine so weitgehende Regenerationsfähigkeit der Sproßachsen wie die bisher fast ausschließlich als Beispiel besprochenen Pappeln haben längst nicht alle Pflanzen. Die Fähigkeit, ruhende, schon vorher angelegte Sprosse auszutreiben und so Ersatz für verloren gegangene Sproßspitzen zu schaffen, besitzen zwar fast alle höheren Pflanzen, aber schon die Fähigkeit zur Bildung von Adventivwurzeln aus Sprossen fehlt manchen Arten. Freilich ist der Unterschied wohl eher der, daß in manchen Pflanzen, wie Pappeln, Weiden, Pelargonien u. a., Adventivwurzeln an abgeschnittenen Zweigen sehr rasch, in andern Pflanzen,

wie z. B. *Araucaria*, sehr langsam und in noch anderen, *Sorbus aucuparia* z. B., so spät erst auftreten, daß im allgemeinen abgeschnittene Zweige absterben, ehe sie zur Bewurzelung gelangen.

Sehr verschieden ausgebildet ist auch die Fähigkeit der einzelnen Pflanzenspezies, aus Wundcallus Adventivsprosse zu bilden. In dem gleichen Grade wie bei Pappeln finden wir diese Fähigkeit wohl nur selten, so z. B. bei manchen Solaneen ausgebildet. Vielen anderen Pflanzen geht diese Fähigkeit anscheinend völlig ab. Systematische und vor allem lange genug durchgeführte Untersuchungen über diese Frage fehlen aber noch.

Die oben für Längswunden geschilderten Differenzierungsvorgänge im Wundcallus, d. h. die Bildung eines Cambiums und die Überwallung der Wundfläche, finden wir sehr weit verbreitet, die Fähigkeit zur Differenzierung von Wurzeln aus dem basalen Callus ist zwar ebenfalls weit verbreitet, jedenfalls weiter verbreitet als die Fähigkeit zur Bildung von Adventivvegetationspunkten, aber allgemein verbreitet ist auch sie nicht.

Die Calluswucherungen an quer geschnittenen Sprossen zeigen bei manchen Pflanzen eine Differenzierung analog der an tangentialen Längswunden, d. h. es erfolgt eine Art von Überwallung. Das ist besonders häufig dann der Fall, wenn unmittelbar unterhalb der Schnittfläche eine Knospe kräftig austreibt, welche die Rolle der Hauptachse des abgeschnittenen Zweiges übernimmt und die ursprünglich apikale Schnittfläche in eine mehr seitliche Lage bringt.

Abgeschnittene Sproßstücke, die als Steckling eingepflanzt zur Bewurzelung gebracht worden sind, wachsen im allgemeinen zu selbständigen Pflanzen heran, die von den aus Samen entstandenen bald nicht mehr zu unterscheiden sind. Auch Seitenzweige, Kurztriebe etwa, die im Zusammenhang mit ihrer Mutterpflanze nur eine sehr begrenzte Weiterentwicklung erfahren hätten, entwickeln sich als Stecklinge ebenso weiter wie Hauptachsen, allerdings wachsen sie häufig zunächst etwas langsamer.

Bei vielen Pflanzen sind die Zweige verschiedener Ordnung morphologisch sehr verschieden ausgestaltet, man denke etwa an eine *Araucaria* mit ihrem allseits Zweige tragenden Hauptstamm, an dem die zweizeilig verzweigten horizontal wachsenden Äste erster Ordnung aufsitzen, die ihrerseits die ganz unverzweigten Äste zweiter Ordnung tragen. Diese verschiedenen Formen behalten die einzelnen Asttypen bei manchen Arten, z. B. gerade bei *Araucaria*, sehr fest bei, so wird hier nach Entfernung der Spitze der Hauptachse nicht etwa ein Seitenzweig aufwärts wachsen und radiär werden, wie das bei den meisten Tannenarten regelmäßig geschieht, sondern der Hauptstamm wird dadurch ersetzt, daß eine der zahlreichen in den Blattachseln der Hauptachse angelegten ruhenden Knospen austreibt.

Zweige von *Araucaria* und von analog differenzierten Pflanzen behalten dementsprechend auch ihren Wachstumstypus bei, wenn sie als Stecklinge selbständig gemacht werden. Äste zweiter Ordnung können so zu meterlangen, aber dauernd unverzweigten allseitig beblätterten Gebilden auswachsen.

Wurzeln.

B. Wurzeln. Die Regenerationserscheinungen an Wurzeln sind den für

Sproßachsen beschriebenen in vieler Hinsicht ähnlich. Bei vielen höheren Pflanzen, aber durchaus nicht allgemein verbreitet, finden wir die Erscheinung, daß an Wurzelvegetationspunkten, an denen die Initialzellen der verschiedenen Zellschichten ganz oder teilweise entfernt sind, von den übrig gebliebenen Zellen diese Initialzellen neu gebildet werden. Die Verletzungen dürfen aber nur die äußersten, noch ganz undifferenzierten Spitzen der Vegetationspunkte zerstört haben, wenn wirklich noch von der ganzen Wundfläche aus eine Regeneration erfolgen soll. Wird ein größeres Stück einer Wurzelspitze abgeschnitten, so erfolgt im wesentlichen nur aus der Region, in der das Pericambium getroffen ist, eine Gewebewucherung — bei senkrecht zur Wurzelachse geführtem Schnitt — also in Form eines Ringwalles — und in dieser Gewebewucherung differenzieren sich dann mehrere verschiedene Vegetationspunkte.

Wird der Vegetationspunkt durch einen Schnitt parallel der Wurzelachse verletzt, so sind die Regenerationserscheinungen entsprechend. Soweit der Längsschnitt im äußersten, noch ganz embryonalen Teile des Vegetationspunktes verläuft, erfolgt häufig ein völliger Ersatz des abgetrennten Teiles; soweit der Schnitt ältere Teile getroffen hat, erfolgt nur eine Überwallung. Wird ein Vegetationspunkt durch einen Längsschnitt gespalten, so daß beide Hälften aber in Verbindung mit der Wurzel bleiben, so regeneriert jede Hälfte das ihr fehlende Stück; man kann auf diese Weise also eine dichotom verzweigte Wurzel erreichen. Die Fähigkeit, den abgeschnittenen Wurzelvegetationspunkt aus der Wunde zu regenerieren, ist durchaus nicht allgemein verbreitet. Bei sehr vielen Pflanzen wird der Wurzelvegetationspunkt, ähnlich wie wir das von den Sproßvegetationspunkten gehört haben, durch stärkere Verletzungen am Wachstum gehemmt, und es treiben Seitenwurzeln aus.

Die Fähigkeit zur Ausbildung von Seitenwurzeln ist auch an älteren Wurzeln sehr allgemein verbreitet. Durch Abschneiden oder durch Inaktivierung der Wurzelvegetationspunkte kann das Austreiben sehr zahlreicher Seitenwurzeln ausgelöst werden.

Fertig ausgebildete Sproßvegetationspunkte fehlen den Wurzeln und auch die Fähigkeit, auf bestimmte Reize hin Sproßvegetationspunkte neu auszubilden, finden wir nur bei den Wurzeln von relativ wenig Spezies. Manche Arten bilden allerdings so zahlreiche Adventivsprosse aus Wurzel und Wurzelstücken, daß die Gärtner diese Arten ganz allgemein durch „Wurzel-Stecklinge“ vermehren. Gerade diese Fähigkeit, auch an kleinen Wurzelstückchen Adventivsprosse auszubilden, macht viele Pflanzen zu sehr lästigen, fast unvertilgbaren Unkräutern, man denke an Löwenzahn und manche Disteln.

Die Fähigkeit zur Callusbildung aus Wunden ist bei den Wurzeln im wesentlichen die gleiche wie bei den Sprossen der gleichen Pflanze. Schneidet man aus einer älteren Wurzel, von einer Pappel z. B., ein Stück heraus und kultiviert es in feuchtem Sande weiter, so entsteht zunächst an den beiden Schnittflächen, besonders an dem der Wurzelspitze zugekehrten Ende ein Callus, der im wesentlichen aus dem Cambium hervorgeht. Aus dem Callus des der Wurzelspitze zugekehrten Endes entstehen Adventivwurzeln, aus dem Callus des nach dem

Sproß hingekehrten Endes entstehen Adventivvegetationspunkte. Wir finden also eine polare Differenzierung auch hier. Im allgemeinen ist das der Wurzelspitze zugekehrte Ende eines Wurzelstückes hierbei „Wurzelpol", es gibt aber wie bei den Sprossen so auch bei den Wurzeln Fälle, wo die Polarität gerade umgekehrt ist.

Bei manchen Pflanzen, z. B. dem Löwenzahn (*Taraxacum vulgare*), ist das Regenerationsvermögen der Wurzeln ein sehr hohes, schon ganz kleine scheibenförmige herausgeschnittene Wurzelstückchen können aus dem Callus Adventivsprosse ausbilden und so zu neuen Pflanzen heranwachsen.

Den Wurzeln vieler anderen Pflanzen fehlt dagegen, in analoger Weise wie wir es auch für Sproßstücke gehört haben, die Fähigkeit zur Bildung von Adventivsprossen aus dem Callus. Abgeschnittene Wurzelstücke von solchen Pflanzen können aber trotzdem lange Zeit am Leben erhalten bleiben, wenn man sie mit ihrem unteren, der Wurzelspitze zugekehrten Ende in Erde pflanzt und das obere Ende in feuchter Luft und im Lichte hält. Zahlreiche Zellelemente der Wurzelrinde sind auch an den unverletzten Pflanzen befähigt, im Lichte die sonst kleinen farblosen Leucoblasten zu großen grünen Chromatophoren zu entwickeln und damit zu assimilieren. Das geschieht auch an Wurzelstecklingen. Solche sproß- und blattlose Wurzelstecklinge des Löwenmauls (*Antirrhinum*), die mit ihrem in die Luft ragenden Teile kräftig assimilieren, lassen sich monatelang am Leben erhalten.

Organe mit begrenztem Wachstum, Blätter u. ä.

3. Blätter und andere Organe mit begrenztem Wachstum. In vieler Hinsicht verschieden von dem, was wir über Sprosse und Wurzeln gehört haben, sind die an Blättern zu beobachtenden Regenerationserscheinungen. Junge Blätter, die mit einem deutlich differenzierten terminalen oder mit einem interkalaren Vegetationspunkte wachsen, zeigen an diesem die gleichen Regenerationserscheinungen, die wir schon für Wurzel und Sproßvegetationspunkte kennen gelernt haben.

Analog den für Sprosse geschilderten sind auch die Wundheilungsvorgänge bei Verletzung von etwas älteren, aber anatomisch noch ganz undifferenzierten Blättern. Wir finden auch hier, daß die durch die Verletzung bloßgelegten Zellen aus tieferen Schichten sich je nach ihrem Alter noch mehr oder weniger deutlich zu Epidermiszellen ausgestalten können. Wunden an der Spreite von alten Blättern, die mit den Sprossen in Verbindung bleiben, zeigen im allgemeinen keinerlei Regenerationserscheinungen, nur auf den durch den Schnitt getroffenen Gefäßbündeln kommt es häufig zu geringfügigen Callusbildungen, die sich aber nicht weiter differenzieren, und bei manchen Pflanzen, besonders manchen Monocotylen, beginnen die durch eine Verwundung bloßgelegten Zellen des Blattinneren ein gewisses Wachstum, das aber nach kurzer Zeit aufhört. Immerhin kann auf diese Weise ein Verschluß des bloßgelegten Interzellularsystems gegen außen hin erfolgen.

Wie die Blattspreiten verhalten sich die Blattstiele. Wenn ein altes Blatt quer durch den Stiel abgeschnitten wird, so erfolgt vom Stiel her keine Regeneration. Von dieser Regel gibt es nur wenige Ausnahmen. Eine, im Grunde ge-

nommen nur scheinbare, Ausnahme bilden die Keimblätter von Alpenveilchenarten (*Cyclamen*). Wird hier die Blattspreite weggeschnitten, so wächst seitlich (nicht aus der Wundfläche) am stehengebliebenen Stumpfe des Stieles je eine neue kleine Blattspreite heraus.

In ganz seltenen Fällen kann auch aus dem noch auf dem Sproß sitzenden Stumpf eines abgeschnittenen Blattstieles ein Callus und aus diesem ein Vegetationspunkt entstehen. Das tritt aber nur ein, wenn an der betreffenden Pflanze die vorhandenen Sproßvegetationspunkte alle oder wenigstens größtenteils zerstört sind.

Werden an einer Pflanze alle Vegetationspunkte zerstört oder — durch Eingipsen — gehemmt, dann können sich bei manchen Arten auch auf den Blättern Adventivsprosse bilden, *Begonia rex* und *Cardamine pratensis* zeigen das sehr schön, oder es können die bei manchen Arten, z. B. bei *Bryophyllum*, schon normalerweise am Blattrand vorgebildeten Sproßvegetationspunkte austreiben, die sonst nur austreiben, wenn das Blatt von der Mutterpflanze abgetrennt wird.

Sehr eigenartige Regenerationserscheinungen zeigen häufig Blätter, die ganz von der Mutterpflanze abgetrennt als „Blattstecklinge" kultiviert werden.

Blattstecklinge.

Bei vielen Pflanzen treten sowohl aus dem Blattstiel, wie auch aus den „Nerven" der Blattspreite Adventivwurzeln auf, wenn man abgeschnittene Blätter mit dem Stiel in feuchte Erde steckt und sie die erste Zeit möglichst gegen Austrocknen schützt. Blätter von Liguster, Efeu, Weinrebe und von vielen anderen Pflanzen lassen sich sehr leicht zur Bewurzelung bringen. An der Wundfläche des Blattstieles oder, wenn der Schnitt durch die Spreite gegangen ist, aus den basalen Schnittflächen der Blattnerven, bildet sich regelmäßig ein oft sehr umfangreicher knollenartiger Callus. Bei vielen Pflanzen, aber durchaus nicht bei allen, deren Blätter sich leicht bewurzeln, entwickeln sich im Callus oder aus den der Wunde benachbarten basalen Teilen des Blattes Vegetationspunkte, und aus diesen gehen dann neue, sich meist rasch selbst bewurzelnde Pflanzen hervor. Bei manchen *Begonia*-Arten wird diese reichliche Bildung von Adventivsprossen selbst aus kleinen Blattstückchen von den Gärtnern seit langer Zeit zur vegetativen Vermehrung benützt.

Je nach dem Ort, von dem die Blätter der Mutterpflanze stammen — ob von der Basis oder von der Blütenregion —, ferner je nach dem Alter der Mutterpflanze ist das anfängliche Verhalten der aus den Blättern entstehenden Adventivsprosse häufig etwas verschieden; das, was oben S. 393 für die Beschaffenheit der Regenerate aus Sprossen in dieser Hinsicht gesagt wurde, gilt mutatis mutandis auch für die an Blättern entstehenden Neubildungen.

Bei ganz wenigen Pflanzen entstehen auch auf der Spreite oder noch seltener an der Spitze solcher als Blattstecklinge gezogener Blätter Adventivvegetationspunkte. Man kann bei *Begonia* z. B. solche auf der Blattspreite entstehende Sprosse zu kräftigen Pflanzen auswachsen lassen, die ihre ganze Wasserzufuhr von den an der Basis des ursprünglichen Blattstieles sitzenden Wurzeln erhalten. Der Blattstiel wird so gewissermaßen zu einem Teil des Stammes der

neuen Pflanze und zeigt auch ein ganz entsprechendes sekundäres Dickenwachstum.

Blattstecklinge, die keine Adventivsprosse bilden, können vielfach jahrelang, also weit über ihr „natürliches" Alter hinaus, am Leben bleiben, sie zeigen dann häufig noch ein ganz beträchtliches Flächen- und Dickenwachstum der Spreite und häufig differenziert sich auch im Stiel eine Cambiumzone, mit deren Hilfe der Stiel beträchtlich sekundär in die Dicke wachsen kann. Blätter der Weinrebe *Vitis vinifera* kann man so leicht über ein Jahr als Blattstecklinge am Leben erhalten, ihr Blattstiel wird dabei bleistiftdick und zeigt ganz den Bau von Sprossen. Ein großer Teil der Assimilate dieser Blattstecklinge wird verwendet zur Ausbildung eines überraschend kräftigen Wurzelsystems, 1—2 Jahre alte Blattstecklinge von *Ficus*- und *Citrus*-Arten haben z. B. häufig zahlreich über einen Meter lange, 1—2 mm dicke Wurzeln. Früher oder später aber gehen alle diese Blätter, die keine Adventivsprosse entwickeln, zugrunde, wohl meist indirekt an einem Überfluß an Stärke, die sie in allen ihren Teilen massenhaft ablagern.

Analoge Wachstumserscheinungen, wie an solchen „gesteckten" Blättern, kann man übrigens auch an auf ihren Mutterpflanzen sitzenden Blättern auslösen, wenn man an diesen alle Vegetationspunkte zerstört, oder am Wachstum verhindert. Besonders geeignet für solche Versuche sind *Coleus*- und *Iresine*-Arten. Es ist offenbar die Anhäufung von unverwendbaren Assimilaten, welche an Pflanzen ohne Vegetationspunkte ebenso wie an Blattstecklingen, die keine Adventivsprosse bilden, die eigentümlichen Wachstumserscheinungen der Blattspreite und die Verdickung des Blattstieles auslöst. Das für die Regenerationserscheinungen von Laubblättern gesagte gilt großenteils auch für andere Blätter; es würde aber zu weit führen, hier auf Einzelheiten einzugehen. Erwähnt sei nur, daß man von vielen Pflanzen Kelchblätter, von *Vinca* z. B., oder Ranken, von *Passiflora* z. B., oder auch ganze Blüten als Stecklinge einpflanzen und zur Bewurzelung, unter Umständen auch zur Regeneration einer ganzen Pflanze aus Adventivsprossen des Callus bringen kann.

III. Transplantationen.

Man kann bei Angiospermen und Gymnospermen in sehr weitem Umfange abgeschnittene Teile wieder mit der gleichen Pflanze, von der sie abgetrennt wurden, oder auch mit anderen Pflanzen der gleichen oder verwandten Art zur Verwachsung bringen. Wie weit auch an niederen Pflanzen sich Transplantationen vornehmen lassen, ist sehr wenig untersucht. Bei den dicotylen Angiospermen lassen sich jedoch Wurzeln, Blätter, Sprosse oder Stückchen von solchen, kleine Stückchen Rinde, einzelne Blüten, junge Früchte, ja Stücke von Früchten in sehr weitgehender Weise von einer Stelle auf die andere transplantieren. Vor allem die Transplantation von Sprossen, das „Pfropfen" und „Okulieren", hat in der gärtnerischen Praxis schon seit dem Altertum sehr ausgedehnte Verwendung gefunden. Vorbedingung für eine erfolgreiche Transplantation ist im wesentlichen, daß die beiden zur Verwachsung zu bringenden

Wundflächen einigermaßen reichlich Callusgewebe produzieren, und daß sie eine Zeitlang durch einen Verband oder in irgendeiner anderen Weise fest gegeneinander gepreßt gehalten werden. Der Hergang der Verwachsung ist immer der, daß von den beiden Wundflächen Callus hervorwuchert und daß die beiderseitigen Callusmassen, die meist eine sehr unregelmäßige, höckerige, oft fast pilzhyphenartig verzweigte Oberfläche haben, sich dicht aneinander anlegen, mit ihren Zellen ineinander verfilzen und in Stoffaustausch treten.

Weiterhin erfolgt in den Calluszellen manchmal auch eine gewisse Differenzierung gerade für den Zweck der Stoffleitung, es können im Callus einzelne Zellreihen den Charakter von Tracheiden annehmen, meistens aber wird eine ausgiebige Stoffleitung durch die Verwachsungsstelle erst dadurch ermöglicht, daß im Callus sich ein Bildungsgewebe, ein Cambium differenziert, das durch die ursprüngliche Grenzlinie hindurchlaufende Leitungsbahnen anlegt. Vor allem gilt das für Transplantationen von Pflanzenteilen mit sekundärem Dickenwachstum.

Mit den verschiedenen Pflanzenarten lassen sich Transplantationen sehr ungleich leicht vornehmen. Das liegt vor allem daran, daß die Callusbildung sehr ungleich rasch erfolgt, es kommt im Grunde genommen immer nur darauf an, die zu transplantierenden Stücke so lange lebend zu erhalten, bis genügende Callusbildung erfolgt ist. Das ist bei vielen Pflanzen leicht, bei vielen Pflanzen schwer, bei manchen gar nicht möglich.

Äußere Umstände, vor allem der Ernährungszustand der Pflanze, die Feuchtigkeitsverhältnisse usw. spielen ebenfalls eine große Rolle. Die besten Resultate erhält man mit möglichst gut genährten Pflanzen, die einen reichlichen Vorrat an Reservestoffen enthalten, und bei Kultur in optimaler Temperatur bei möglichst hoher Luftfeuchtigkeit.

Bei Transplantationen innerhalb der gleichen Art kann man die verschiedensten Organe in allen erdenklichen Weisen aufeinander setzen, es ist so möglich, bei vielen Pflanzen zunächst eine Seitenwurzel oder die Spitze der Hauptwurzel abzuschneiden und an einer beliebigen anderen Stelle der Wurzel oder des Stammes, bei großer Vorsicht sogar auch eines Blattstieles, einzuheilen. Die analogen Operationen lassen sich mit Stengelstücken ausführen. Mit Blättern ist etwas schwieriger zu operieren. Es gelingt zwar meist leicht, durch den Stiel hindurch abgetrennte Blätter an einer beliebigen anderen Stelle des Stengels oder auch der Wurzel einwachsen zu lassen, auch Stücke der Blattspreite kann man leicht in Längsschnitte junger Stengelstücke einsetzen und damit verwachsen lassen. Dagegen ist es bei dünnblättrigen Pflanzen wegen der hier meist fehlenden Callusbildung im allgemeinen nicht möglich, abgeschnittene Stücke der Spreite wieder anwachsen zu lassen. An dicken, fleischigen Blättern, die meist auch eine Callusbildung aus Wunden zeigen, kann man dagegen vielfach abgeschnittene Stücke der Blattspreite wieder zum Anwachsen bringen, es ist auch möglich, in eine Wunde eines solchen Blattes ein größeres oder kleineres Stück eines anderen Blattes, einen Sproß oder eine Wurzel zu transplantieren.

Sehr eigentümliche Transplantationsergebnisse kann man an Früchten er-

zielen. Es ist möglich, in eine Wunde einer jungen Kürbisfrucht eine zweite Kürbisfrucht mit ihrem Stiele oder ein Stück von einer anderen Frucht zu transplantieren.

Polarität und Transplantation.

Die angeführten Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, daß die Transplantationsmöglichkeiten bei Pflanzen, wenigstens bei vielen Spezies, sehr zahlreich sind. Man kann zwar die heterogensten Organe in sehr verschiedener Stellung zueinander zur Verwachsung bringen, aber es muß dabei immer der „polare Bau" der betreffenden Organe berücksichtigt werden. Wenn man an einer jungen Kohlrabipflanze *Brassica oleracea* durch zwei parallele Querschnitte eine Scheibe aus der verdickten Stengelbasis herausschneidet, so wird diese Scheibe bei vorsichtigem Arbeiten wieder anwachsen, wenn man sie in ihrer alten Lage oder um ihre Längsachse mehr oder weniger gedreht fest mit dem oberen und unteren abgeschnittenen Teile verbindet. Die Scheibe wird aber nicht verwachsen, die ganze Pflanze wird zugrunde gehen, wenn man sie umgekehrt, also mit dem Wurzelpol nach oben einsetzt.

Schneidet man aus einer Rübe oder einem Kohlrabi, die sich beide wegen ihrer fleischigen Beschaffenheit und ihrer großen Vorräte an Reservestoffen gut zu solchen Versuchen eignen, ein würfelförmiges Stück heraus und setzt es in der alten Lage ein, so verwächst es sehr leicht. Umgekehrt aber, d. h. mit dem Wurzelpol nach dem Sproßpol der Pflanze hin eingesetzt, verwächst es zwar öfters ebenfalls, aber immer nur sehr langsam, und es treten im Callus sehr eigenartige geschwulstähnliche Bildungen auf, mit merkwürdig geformten, gedrehten und gebogenen Zellen. Wahrscheinlich kommen diese geschwulstartigen Bildungen dadurch zustande, daß die Cambiumzellen des transplantierten Stückes in eigentümlichen Krümmungen wachsen, mit deren Hilfe sie schließlich, wenigstens in manchen Fällen, gerade in die umgekehrte Lage kommen, d. h. sich der Polarität der Pflanze, in welche das Stück eingesetzt worden war, einfügen.

Genaues ist über diese sehr verwickelten Prozesse aber nicht bekannt. Immerhin machen es gerade diese Wachstumserscheinungen, die an den Cambiumzellen solcher verkehrt eingesetzten Stücke zu beobachten sind, sehr wahrscheinlich, daß schon die einzelnen Cambiumzellen selber polar differenziert sind.

Grenzen der Transplantationsmöglichkeit.

Ebenso, wie innerhalb der gleichen Pflanze oder innerhalb der gleichen Art, kann man auch zwischen Teilen verschiedener Arten Transplantationen vornehmen. Die Grenzen der Transplantationsmöglichkeit liegen bei Pflanzen sehr viel weiter als bei Tieren, doch ist es im allgemeinen nicht mehr möglich, Transplantationen zwischen Angehörigen ganz verschiedener Pflanzenfamilien vorzunehmen. Stücke von verschiedenen Arten der gleichen Gattung lassen sich dagegen meistens gegenseitig transplantieren. Vor allem für Arten, die miteinander sexuell kreuzbar sind, gilt dies fast immer. Man kann z. B. auf Kohlrabipflanzen *Brassica oleracea* var. *gongylodes* Sprosse oder auch andere Teile von anderen Kohlrassen, ferner von wohl allen anderen *Brassica*-Arten ebenso aber auch von Rettich (*Raphanus*), Goldlack (*Cheirantus*) u. a. Stücke transplan-

tieren. Pflanzen, die nicht zur Familie der Cruciferen gehören, lassen sich dagegen nicht mit *Brassica* zur Verwachsung bringen. Man kann sich auch Pflanzen aus mehreren verschiedenen Arten zusammensetzen, auf eine Kohlrübenwurzel (*Brassica Napus*) kann man einen Kohlstengel (*Brassica oleracea*) und auf diesen Rettichzweige (*Raphanus*) transplantieren. Mit Kartoffeln (*Solanum tuberosum*) lassen sich wohl alle bisher daraufhin untersuchten *Solanum*-Arten, wie Tomaten (*Solanum lycopersicum*), Nachtschatten (*Solanum nigrum*), ferner aber auch andere Solaneengattungen, wie Bilsenkraut (*Hyoscyamus*), Stechapfel (*Datura*), Tabak (*Nicotiana*) usw. in den verschiedensten Weisen zur Verwachsung bringen. Sexuell ist dabei *Solanum tuberosum* mit keiner von diesen Arten kreuzbar. Auf Weißdorn (*Crataegus monogyna*), auch auf verschiedene Äste des gleichen Baumes, lassen sich Sprosse von Birnen (*Pirus*), Mispeln (*Mespilus*), Quitten (*Cydonia*), Vogelbeeren (*Sorbus*) übertragen.

Wir kennen aber auch Fälle, wo es bisher noch nicht gelungen ist, selbst sehr nahe verwandte, und angeblich sogar sexuell kreuzbare Arten, z. B. *Populus nigra* und *Populus alba* (Schwarz- und Silberpappel), zur Verwachsung zu bringen.

Eine so künstlich durch Transplantation, etwa durch Aufpfropfen eines Stechapfelsprosses auf das Hypocotyl einer Tomate hergestellte Pflanze ist als solche vollkommen und auf die Dauer lebensfähig, ebensogut, wie eine Stechapfelpflanze auf eigenen Wurzeln. Daß die Tomatenwurzeln völlig auch in ihren Reizwirkungen auf das Wachstum der Sprosse die entfernten Stechapfelwurzeln ersetzen, ist auch daran zu erkennen, daß der transplantierte Stechapfelsproß keine Adventivwurzel an seiner Basis ausbildet.

In anderen Fällen dagegen erfolgt zwar auch eine Verwachsung, aber die Wachstumsvorgänge an der Pfropfstelle und der Stoffaustausch durch sie hindurch zeigen Störungen.

Stoffaustausch zwischen zwei Pfropfsymbionten.

Wenn man sich z. B. ein Bäumchen herstellt, dessen Wurzel und dessen unterstes Stammstück aus *Crataegus* (Weißdorn) und dessen oberer Stammteil und dessen Krone aus *Pirus communis* (Birne) bestehen, so bildet sich an der Verwachsungsstelle ein Wulst und der Anschluß der beiderseitig leitenden Elemente ist, wie man mikroskopisch leicht erkennen kann, ein sehr unregelmäßiger. Die Zufuhr von Wasser und Nährsalzen aus der Wurzel nach der Krone geht zwar in völlig genügender Weise vonstatten, aber die Leitung der Assimilate durch die Pfropfstelle nach abwärts ist stark gehemmt. Das Dickenwachstum des auf die Zufuhr von oben angewiesenen *Crataegus*-Stammstückes ist infolgedessen sehr langsam und der von der Birne gebildete obere Teil des Bäumchens zeigt Erscheinungen von Assimilatstauungen, die man an einem auf eigenen Wurzeln sitzenden Birnbäumchen ebenfalls hervorrufen kann, wenn man an seinem Stamm die Rinde durch einen rundum fest einschnürenden Verband lange Zeit stark drückt. Die Störung des Stoffaustausches äußert sich in solchen Fällen auch darin, daß an der Basis der transplantierten Sprosse Adventivwurzeln gebildet werden. Daß durch eine solche heterogene Pfropfung, gewissermaßen auch als ein „Symptom von Assimilatstauung" sehr häufig eine besonders

reichliche Blüten- und Fruchtbildung ausgelöst wird, ist den Gärtnern seit Jahrhunderten bekannt.

Teilstücke verschiedener Pflanzenarten, die man durch Transplantation vereinigt hat, zeigen sehr häufig eine gewisse gegenseitige Beeinflussung, die aber stets auf Ernährungseinflüsse zurückzuführen ist. Vor allem ist der Neuzuwachs eines auf eine artfremde Unterlage transplantierten Sproßstückes oft in sehr weitgehender Weise modifiziert.

Reizwirkungen und gegenseitige formative Beeinflussung.

Pfropft man z. B. den Sproß einer jungen, einjährigen Rübenpflanze, die auf eigenen Wurzeln zunächst eine Rübe gebildet und erst im folgenden Jahre geblüht hätte, auf eine alte Rübe, so blüht er fast immer schon im ersten Jahre.

So ist aber die Sachlage durchaus nicht immer; eine Knospe aus der Krone eines alten „blühreifen" Birnbaumes, die man irgendwo auf einen Zweig eines etwa vier- bis fünfjährigen Birnensämlings transplantiert hat, wird oft schon im ersten Jahre zu einem blühenden und fruchtenden Zweig auswachsen, der auch in den nächsten Jahren regelmäßig Früchte trägt, während noch Jahre vergehen, ehe die eigenen Zweige des Sämlingsbäumchens mit dem Blühen und Fruchten beginnen.

Auffällig ist es, daß vielfach Sprosse einer Pflanzenspezies auf Wurzeln einer fremden Spezies viel kräftiger wachsen und gedeihen als auf eigenen. Sehr ausgesprochen ist das bei der Transplantation von Sprossen von *Cytisus hirsutus* auf Stämmchen von *Laburnum vulgare* (Goldregen).

Sehr stark wird ferner, bei Bäumen besonders, die Lebensdauer, der Eintritt der Blühreife, die Wuchsform, die Widerstandsfähigkeit gegen Frost durch die Transplantation, d. h. durch die gänzlich veränderten Ernährungsbedingungen der auf artfremder Unterlage sitzenden Sprosse beeinflußt.

In der gärtnerischen Praxis werden diese Erfahrungen schon lange ausgenützt. Man weiß längst, daß Zweige eines Birnbaumes (*Pirus communis*), die auf Birnbäumchen, und andere Zweige des gleichen Baumes, die auf Quitten (*Cydonia*) oder auf Weißdornstämmchen (*Crataegus*) gepfropft sind, einen sehr verschiedenen Wuchs zeigen, nämlich auf Quitten und Weißdorn Zwergwuchs, der sie für Spalierkultur geeignet macht.

Die Veränderungen, die im Verlauf einer solchen „Pfropfsymbiose" die beiden Pfropfsymbionten an sich gegenseitig bewirken, sind wie alle Ernährungsmodifikationen nicht erblich. Eine Birnensorte, die auf Quittenunterlage als Zwergobst gewachsen war, wächst in der normalen Wuchsform des Birnbaumes weiter, wenn man sie wieder auf eine Birnenunterlage zurücktransplantiert. Auch Sämlinge von transplantierten und dadurch stark modifizierten Sprossen zeigen nicht die geringste Andeutung von den Veränderungen, die an den betreffenden transplantierten Sprossen zu erkennen waren.

Pfropfbastarde.

Von allen den vielen gegenteiligen Angaben in der älteren gärtnerischen Literatur über eine Übertragung von erblichen Eigenschaften von dem einen Pfropfling auf den anderen hat sich keine einzige als stichhaltig erwiesen. Das einzige Beispiel, das vielleicht zunächst als eine solche „Merkmalsübertragung auf vegetativem Wege" angesprochen werden könnte, dem aber etwas ganz an-

deres zugrunde liegt, ist die Übertragung gewisser Fälle von Buntblättrigkeit von dem einen Pfropfsymbionten auf den anderen. Es gibt von vielen Pflanzen (*Abutilon*, *Ligustrum*, *Laburnum* u. a.) „Rassen" mit grün und gelb marmorierten oder eintönig gelbgrün gefärbten Blättern. Bei vegetativer Vermehrung bleibt diese Buntblättrigkeit konstant. Sämlinge dieser Pflanzen sind aber ausnahmslos rein grün. Pfropft man nun irgendwie einen blättertragenden Sproß einer von diesen buntblättrigen Pflanzen oder auch nur ein einziges buntes Blatt auf ein grünes Individuum der gleichen Art, so wird früher oder später die bis dahin konstant grüne Pflanze anfangen, ebenfalls bunte Blätter zu erzeugen und sie wird das auch weiterhin tun, wenn man die Verwachsung mit dem von Hause aus buntblättrigen Teil nach einiger Zeit wieder löst.

Infektiöse Chlorose.

Diese eigentümliche Art von Buntblättrigkeit, die man heute allgemein als infektiöse Chlorose bezeichnet, ist zweifellos eine Infektionskrankheit, die wahrscheinlich nicht parasitärer Natur ist.

Chimären.

Zu einer ungemein ausführlichen und lange Jahre ergebnislosen Diskussion haben eigentümliche, sehr bastardähnliche Zwischenformen zwischen zwei Pfropfsymbionten Veranlassung gegeben, die in einigen wenigen Fällen aus der Verwachsungszone einer Transplantation ihren Ursprung nahmen: So eine vor etwa 100 Jahren in Frankreich entstandene Mittelbildung zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*, der berühmte *Cytisus Adami* und analoge Zwischenformen zwischen *Crataegus* und *Mespilus*. Diese als „Pfropfbastarde" bezeichneten Pflanzen haben die merkwürdige Eigenschaft, ziemlich häufig vegetativ aus sich einzelne Sprosse oder auch nur Blätter und Blüten oder auch nur Stücke von diesen Organen zu erzeugen, die rein dem einen oder dem anderen „Elter", bei *Laburnum Adami* also entweder *Cytisus purpureus* oder *Laburnum vulgare* angehören.

Vollkommen analoge Gebilde sind in neuerer Zeit bei Transplantationen zwischen verschiedenen *Solanum*- und *Populus*-Arten vielfach im Experiment erzeugt worden, und wir wissen heute, daß diese bastardähnlichen Gebilde, wenigstens soweit sie genau untersucht sind, keine einheitlichen Pflanzen, keine Bastarde sind, sondern Doppelwesen darstellen, die aus zwei gewissermaßen ineinander geschachtelten Pflanzen bestehen. Der *Cytisus Adami* ist z. B. ein *Laburnum vulgare*, der in der Haut eines *Cytisus purpureus* steckt. Solche Gebilde können zustande kommen, wenn sich aus dem Wundcallus der Verwachsungszone, in dem Zellen der beiden verschiedenen Arten durcheinander verfilzt sind, Vegetationspunkte an einer Stelle entwickeln, wo gerade zufällig Zellen der einen Art die der anderen schichtweise überlagern, es kann so z. B. ein Vegetationspunkt entstehen, dessen äußerste Zellschicht, das Dermatogen, aus Zellen der einen Spezies, dessen innere Zellschichten dagegen aus Zellen der anderen Spezies bestehen. Pflanzen mit derartigen Vegetationspunkten bezeichnet man als Periklinalchimären. In anderen Fällen können aus solch einem Mischcallus Vegetationspunkte entstehen, deren eine Längshälfte — oder auch ein kleineres Längsteil — von der einen Spezies und deren übriger Teil von der anderen Spezies geliefert wird. Pflanzen

mit einem in dieser Weise sektorial geteilten Vegetationspunkt heißt man Sektorialchimären. Aus Transplantationswunden mancher *Solanum*-Arten, wie *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum*, und ebenso mancher Pappelarten, z. B. *Populus canadensis* und *Populus trichocarpa*, gehen relativ häufig derartige Chimärensprosse hervor. Ob auch *Laburnum Adami* und die entsprechenden Pfropfbastarde zwischen *Crataegus* und *Mespilus*, die ebenfalls heute als Periklinalchimären erkannt sind, auf diesem Wege entstanden sind, ist sehr zweifelhaft.

Da die Sexualzellen der Angiospermen immer aus der subepidermalen Zellschicht stammen, ist die sexuelle Nachkommenschaft einer Chimäre immer gleich derjenigen Spezies, welcher die subepidermale Zellschicht angehört.

Literatur.

Zur weiteren Einführung in das Gebiet der Regenerationserscheinungen sei vor allem auf K. GOEBEL, „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen", Leipzig 1908, hingewiesen. Des weiteren auf desselben Autors „Organographie der Pflanzen", Jena 1898. Eine ziemlich ausführliche Darstellung der Regeneration bei Pflanzen findet sich auch in dem Buche von MORGAN-MOSZKOWSKI, „Regeneration", Leipzig 1907. Eine ausführliche Monographie der Transplantation bei Pflanzen, d. h. eine kritische Zusammenstellung der Literatur und Berichte über sehr eingehende eigene Versuche stellt VOECHTING, „Über Transplantation am Pflanzenkörper", Tübingen 1892, dar. Über die Frage der Pfropfbastarde findet man näheres in BAUR, „Pfropfbastarde", Biol. Centralblatt 30, 1910 und bei WINKLER, „Untersuchungen über Pfropfbastarde", Jena 1912.

Anmerkung der Redaktion: Während die Entwicklungsmechanik in bezug auf Tiere — in engem Anschluß an Regenerations- und Transplantationserscheinungen — in diesem Bande behandelt ist, findet die botanische Entwicklungsmechanik als alte eingebürgerte Disziplin der Pflanzenphysiologie im Artikel v. GUTTENBERG des von HABERLAND redigierten Bandes Physiologie und Ökologie ihren Platz.

FORTPFLANZUNG IM TIERREICHE.

VON

EMIL GODLEWSKI IUN.

Einleitung. Die normalen Funktionen des lebenden Organismus stehen bekanntlich im innigsten Zusammenhange mit der morphologischen Struktur und dem Zustande dieses Lebewesens und seiner einzelnen Bestandteile. Jede lebendige Materie und jedes lebende Wesen zeichnet sich durch eine recht komplizierte Organisation und oft sehr verwickelte Prozesse aus, welche der Lebenserscheinung zugrunde liegen; wir sehen, daß die lebende Substanz von einer Energie unaufhörlich durchströmt wird, die es ihr gestattet, auch ungünstigen Lebensverhältnissen siegreich zu widerstehen; dieser Energiestrom, sowie auch die inneren Organisationsanlagen bilden den Grund, warum die lebendige Materie sich während ihres Lebens kontinuierlich ändert und endlich in ein Stadium kommt, in welchem sich das Leben des Organismus seinem Ende nähert. Wenn auch die äußeren Bedingungen oftmals eine Störung in dieser Organisation herbeiführen, oder ein langdauerndes Funktionieren gewisser Organe deren Aktionsfähigkeit beeinträchtigt, so verfügt der Organismus über eine ganze Reihe von Einrichtungen, durch die er diese Störungen ausgleicht und die frühere Lebenskraft dieser Organe herstellt. Der Organismus vermag bekanntlich gewisse Substanzen aus der äußeren Welt aufzunehmen, sie dann mit gewisser Regelmäßigkeit bei seinem Stoffwechsel zu verbrauchen und in seine eigene Materie umzuwandeln; er ist imstande, vermittels bestimmter Mechanismen das Tempo der in seinem Körper stattfindenden Reaktionen zu regulieren, wobei ihm die enzymatischen Erscheinungen zustatten kommen; er verfügt über verschiedenartige morphogenetische Regulationen, welche ihm auch die Beseitigung gewisser struktureller Störungen ermöglichen.

Trotz allen diesen Einrichtungen ist er aber dennoch nicht imstande, seine Dauerhaftigkeit auf unbegrenzte Zeit hinaus zu sichern, wozu aller Wahrscheinlichkeit nach auch die innerste Anlage der lebendigen Materie und deren labile Zusammensetzung beiträgt — und so ist das Dasein einzelner Generationen begrenzt. Die Unvollkommenheit der Regulationsmechanismen, über welche einzelne Individuen verfügen, wird aber durch eine Regulationsart aufgewogen, die trotz des Dahinsterbens der Generationen die Fortdauer der lebenden Materie gewährleistet. Dieser Regulationsmechanismus findet seinen Ausdruck in jener Eigentümlichkeit der lebendigen Materie, welche man in der Biologie als Fortpflanzung bezeichnet.

Der Begriff der Fortpflanzung.

Unter Fortpflanzung versteht man das Geschehen, welches sich darin äußert, daß die lebende Materie aus den Bestandteilen ihres eigenen Körpers die Anlage produziert, die sich eventuell nach ihrer Loslösung von dem Stammorganismus im Laufe der Entwicklungsvorgänge zu einem neuen, dem elterlichen Organismus ähnlichen Wesen ausgestaltet.

Der elterliche Organismus und die Anlage der neuen Generation.

Die große Mannigfaltigkeit der tierischen Wesen läßt in den Fortpflanzungsformen eine große Mannigfaltigkeit erwarten. Bei Untersuchung der verschiedenen lebenden Organismen bemerken wir eine große Ungleichheit der Bildungspotenz, d. i. der Fähigkeit zur Produktion der lebendigen Materie bei einzelnen Arten, sowie in den Geweben einzelner Arten. Bei den einzelligen und vielen mehrzelligen Organismen ist die Bildungspotenz eine sich in der ganzen Masse der lebendigen Materie äußernde Eigenschaft, so daß an jedem Fortpflanzungsakt der ganze Organismus teilnimmt.

In dem Maße, wie sich bei höheren Organismen die physiologische Tätigkeit der Zellen und ihrer Konglomerate (Gewebe) differenziert, finden wir die Bildungspotenz der lebendigen Materie auf bestimmte Gruppen der Elemente beschränkt, so daß nur diese als Reproduktionsorgane fungieren. Die übrigen Teile des Körpers können ihre Bildungspotenz entweder ganz einbüßen oder bei manchen Tierformen bloß fakultativ äußeren, d. h. diese Potenz wird nur unter speziellen Bedingungen reaktiviert. Die Bildungspotenz kann auch qualitativ verschieden sein. Gewisse Zellen, bzw. Zellgruppen können bei manchen Formen befähigt sein, nur bestimmte Körperteile zu produzieren, andere Elemente sind totipotent: sie können den ganzen Organismus aus sich hervorgehen lassen. Die Bildungspotenz der lebendigen Materie kann quantitativ verschieden sein und auch ihre Verteilung ist bei verschiedenen Tierformen ungleich. Durch alle diese Momente sind die Fortpflanzungsformen bedingt.

Wie mannigfaltig auch die Fortpflanzungsarten in der lebendigen Natur sind, so lassen sie sich dennoch auf einige Haupttypen zurückführen, und zwar unterscheiden wir gewöhnlich in der Biologie die vegetative und die geschlechtliche Vermehrung der Organismen.

Begriff der vegetativen Fortpflanzung.

Ungeschlechtlich oder vegetativ wird jener Organismus gezeugt, welcher seine Entstehung einem einzigen Zeugungsgebilde verdankt, das vorher einen integralen Teil des elterlichen Organismus gebildet hat. Die Anlage, welche den Ausgangspunkt der neuen Generation bildet, mag sie ein- oder mehrzellig sein, kann für diese biologische Aufgabe präformiert sein, oder es kann ein beliebiger Teil des elterlichen Organismus hier der neuen Generation den Ursprung geben.

Begriff der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Anderen Verhältnissen begegnen wir bei der geschlechtlichen Fortpflanzung. Geschlechtlich oder sexuell wird jene Fortpflanzungsform genannt, bei welcher die neue Generation ihre Entstehung zwei morphologisch speziell differenzierten, oft ganz voneinander unabhängig entstandenen Zeugungsgebilden verdankt.[1]) Diese Gebilde entstehen oft in zwei verschiedenen Individuen

1) Die hier angegebenen Definitionen der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Fortpflanzung umfassen die meisten Arten der Zeugung. Es ist aber zu beachten, daß allerdings in

und müssen vor Beginn der Entwicklung der neuen Generation miteinander zu einem morphologischen Gebilde verschmelzen. Dieser Prozeß bildet hier gewöhnlich den Entwicklungsreiz, es wird dabei eine wunderbare Reihe von biologisch-morphogenetischen Vorgängen ausgelöst, welche den Entwicklungszyklus der betreffenden Art charakterisiert.

Parthenogenese als besondere Form der geschlechtlichen Zeugung.

Als Rückbildungsform der geschlechtlichen Zeugung wird die sog. Parthenogenese aufgefaßt. Sie besteht darin, daß die weiblichen Geschlechtselemente, also derartige Zeugungsgebilde, welche sich sonst erst nach vollzogener Verschmelzung mit den Spermatozoen entwickeln können, die entwicklungserregenden Momente sich selbst zu schaffen vermögen. Die neue Generation entsteht hier zwar aus speziell differenziertem, aber nur einem Elemente, welches den vollen Charakter der Geschlechtszelle trägt und nur in den Fällen, welche als Parthenogenese bezeichnet werden, der Anregung von seiten des anderen Elementes des Samenfadens entbehrt.

I. Vegetative Fortpflanzung.

Vegetative Fortpflanzung durch Teilung.

Diesen Fortpflanzungstypus finden wir in sehr verschiedenen Formen bei vielen Tiergruppen. Die vegetative Fortpflanzung durch Teilung bildet bei niedersten Organismen, wie Bakterien, den meist verbreiteten Vermehrungsmodus. Außerdem tritt sie sowohl bei den Protozoen, wie Metazoen auf.

Der Verlauf dieser Fortpflanzungsart ist bei einzelligen Organismen sehr einfach: wir haben hier mit der Kernteilung der Zelle zu tun, einem aus der allgemeinen Zellenlehre her wohlbekannten Prozeß, welcher die Zelleibsdurchschnürung folgt. Bei Metazoen kann die Fortpflanzung durch Teilung entweder spontan auftreten, oder sie äußert sich erst nach der Einwirkung gewisser äußerer Faktoren als Regulationserscheinung (über diese Verhältnisse vgl. den 2. biologischen Band der Kultur der Gegenwart, Zoolog. Teil). Manche Tiere, wie z. B. Anthozoen, können sich sowohl durch die Querteilung wie durch Längsspaltung fortpflanzen, was aus den Fig. 1 *A*—*E* zu ersehen ist. Aber auch bei sehr kompliziert gebauten Wesen, z. B. den zu der Aszidiengruppe gehörenden Tieren, wurde diese Fortpflanzungsform beobachtet. Man soll hier aber stets beachten, daß dieser Zeugungstypus, wie einfach er auch erscheint, doch eine Reihe von komplizierten morphogenetischen Vorgängen auslöst: Die Teilung selbst ergibt doch nicht ganz fertige Organisationen der Nachkommen. Der Teilung gehen also andere Prozesse voraus, oder sie folgen ihr nach. Der Zweck dieser Vorgänge ist die Ausgestaltung einer kompletten Organisation, welche dem elterlichen Individuum ähnlich ist. Der Verlauf kann hier ein doppelter sein; entweder muß sich der Organismus, welcher sich teilen soll, vorher dazu entsprechend vorbereiten, so daß in ihm die Organe der künftigen Nachkommen schon vor der Teilung angelegt werden (Turbellarien), oder es teilt sich der elterliche Organismus, wie er da ist, und die Derivate dieser Teilung müssen sich in den nachfolgenden Vorgängen entsprechend umgestalten und ihre innere und

äußerst seltenen Fällen auch bei vegetativer Fortpflanzung zwei später zusammenwachsende Anlagen den Ausgangspunkt der Entwicklung bilden. Anderseits wieder nimmt die sog. parthenogenetische Entwicklung (vergl. unten) eine Ausnahmestelle in der geschlechtlichen Entwickelung ein.

äußere Struktur vervollständigen. Die Fortpflanzung selbst beruht auf dem Teilungsakt, aber die Entwicklung und Ausgestaltung der neuen Generation wird erst durch mannigfaltige Differenzierungs- und Bildungsprozesse bewerkstelligt.

Die Bedingungen der Fortpflanzung durch Teilung bei Protozoen.

Die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, hängt in vielen Fällen von den äußeren Bedingungen und dem inneren Zustande ab, in dem sich der betreffende Organismus befindet. Diese Tatsache wurde mehrmals bei den an Protozoen geführten Untersuchungen konstatiert und in der modernen Protistenliteratur spielt dieses Problem eine wichtige Rolle. Aus den Forschungen von Maupas, Calkins, R. Hertwig und dessen Schule ist bekannt, daß die Protozoen sich nicht in allen Lebensbedingungen und nicht in allen Zuständen ihrer Vitalität gleichmäßig und gleich intensiv durch Teilung vermehren. Das hängt sehr viel zunächst von den Verhältnissen ab, unter denen die

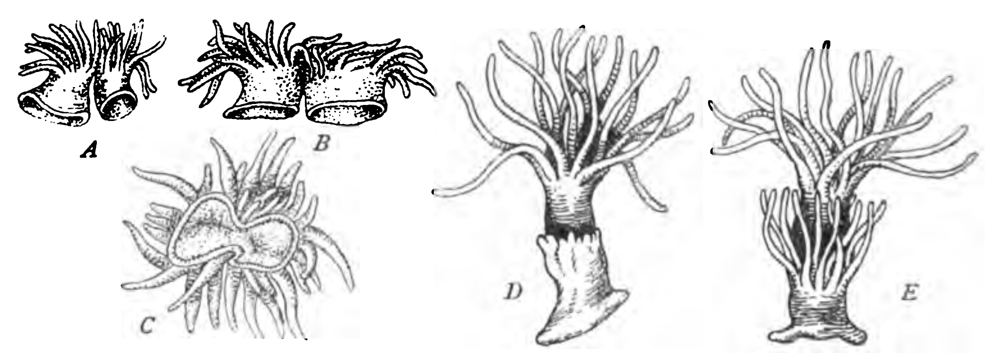


Fig. 1. *D, E* Zwei Stadien der Querteilung von Gonactinia prolifera. Nach BLOCHMANN und HILGER. *A, B, C* Längsteilung von Paranemonia Contarini. Nach CARLGREN. Aus KORSCHELT und HEIDER.

Kultur gehalten wird. Die Fütterung der Kultur, die Eigentümlichkeiten des umgebenden Mediums, die Beseitigung der Stoffwechselprodukte, welche sich in der Kulturflüssigkeit als Ausscheidungssubstanzen ansammeln (Enriques, Woodruff), beeinflussen das Tempo der Fortpflanzung, so daß es unter ungünstigen Verhältnissen gehemmt bzw. sistiert werden kann. Aber nach den meisten Literaturangaben (Maupas, R. Hertwig, Popoff u. a.) ist die Fortpflanzung durch Teilung sehr stark durch die innere Beschaffenheit dieser Organismen beeinflußt. Es wurden nämlich mehrmals sog. Teilungsepidemien, Perioden äußerst reger Vermehrungsaktion der Protozoen konstatiert, anderseits wiederum Depressionsphasen beobachtet, aus denen der Organismus sich manchmal unter Einwirkung äußerer Faktoren erholen kann, wenn die Lebenskraft nicht so stark herabgesetzt war, daß eine weitere Teilung nicht mehr möglich ist.

Die Fortpflanzung durch Teilung bei Metazoen hängt auch von inneren Bedingungen ab.

Aus den Forschungen, die größtenteils über R. Hertwigs Anregung unternommen wurden, scheint es hervorzugehen, daß ähnliche Verhältnisse auch bei Metazoen herrschen, die sich vegetativ vermehren. So wurde dies z. B. für *Hydra* festgestellt.

Daß die Vermehrungsfähigkeit durch Teilung von dem inneren Zustande des Organismus abhängt, geht aus den Beobachtungen hervor, daß die Teilungsfähigkeit bei gewissen Tierformen eine nur in bestimmten Lebensperioden auftretende Erscheinung ist. Aus den Forschungen von Marshall ist z. B.

bekannt, daß bei dem Insekt *Encyrtus* (Fig. 2 A), dessen ausgewachsene Formen sich nur geschlechtlich fortpflanzen, die Embryonen, welche sich aus den in das Ei des Schmetterlinges gelegten Eiern entwickeln, in ihren frühen Entwicklungsphasen sich auch durch Teilung vermehren können (Fig. 2 B).

Polyembryonie.

Aus einem Keime können hunderte Embryonen durch Teilung entstehen, doch ist diese Vermehrungsform bloß am Anfange der Entwicklung möglich (Morulastadium). Diese, als Polyembryonie bezeichnete Erscheinung bildet ein Beispiel, daß der innere Zustand, in welchem sich die lebendige Materie be-

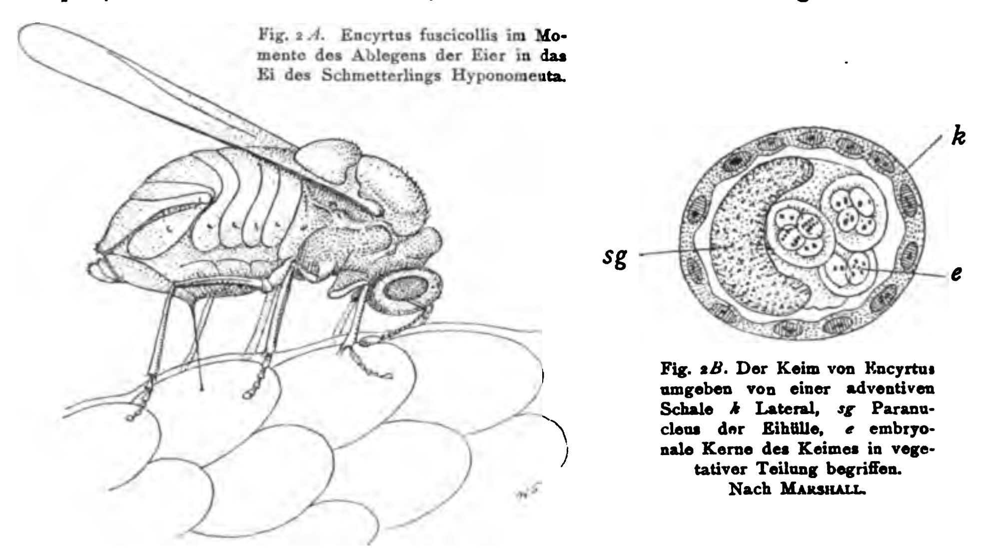


Fig. 2 A. Encyrtus fuscicollis im Momente des Ablegens der Eier in das Ei des Schmetterlings Hyponomeuta.

Fig. 2 B. Der Keim von Encyrtus umgeben von einer adventiven Schale *k* Lateral, *sg* Paranucleus der Eihülle, *e* embryonale Kerne des Keimes in vegetativer Teilung begriffen. Nach MARSHALL.

findet, oft ihre Fortpflanzungsfähigkeit bedingt. Eine ähnliche Erscheinung, die auch bei Würmern mehrmals beobachtet wurde, soll auch bei höheren Tieren manchmal vorkommen. Ich denke hier an diejenige Kategorie der Zwillingsbildungen, welche als sog. monochorielle Zwillinge bekannt sind, da sie sich in einer gemeinsamen Fruchthülle (Chorion) entwickeln. Man findet sie in der Regel bei manchen Gürteltieren (*Dasypus*, Tatu), verhältnismäßig oft auch beim Menschen. Die aus dieser Mehrgeburt herstammenden Tiere sind alle stets von gleichem Geschlecht. Ihering, Patterson, Newman und Fernandez gelangen auf Grund ihrer Forschungen zu dem Schluß, daß diese Zwillingsbildungen durch Teilung eines Keimes zustandekommen. Wenn sich diese fast[1]) allgemein anerkannte Anschauung bestätigen wird, so werden wir auch bei höheren Tieren und eventuell beim Menschen die vegetative Fortpflanzungsfähigkeit durch Teilung als fakultative Eigentümlichkeit annehmen müssen; sie ist hier jedoch ausschließlich an das bestimmte embryonale Stadium gebunden.

Vegetative Fortpflanzung durch Knospung.

Die vegetative Fortpflanzung kann ferner als Knospungsprozeß verlaufen. Dieser Zeugungstypus besteht darin, daß ein Teil des Organismus sich vergrößert, eine Knospe und hiermit die Anlage für die neue Generation bildet. Die

1) Rosner hat festgestellt, daß bei *Dasypus* in den Eierstocksfollikeln oft mehrere Eier enthalten sind. Er glaubt, daß die Mehrgeburten bei diesen Tieren auf die Befruchtung mehrerer aus einem Eierstockfollikel herstammenden Eier zurückzuführen sind.

Knospe muß vorher eine Reihe von morphogenen Vorgängen durchmachen, um sich zu einem neuen Organismus auszugestalten. Sie kann entweder mit dem Stammorganismus im morphologischen Zusammenhang stehen (Fig. 3) oder sich bald darauf von dem elterlichen Organismus abtrennen und hierdurch zum unabhängigen Tierwesen werden. Die Zeugung durch Knospung verläuft stets in zwei Stadien: In dem ersten, das als eigentliche Zeugung aufzufassen ist, wird die Knospe aus den Bestandteilen des elterlichen Körpers gebildet, wir haben hier einen durch bestimmte, genau lokalisierte Wachstumsprozesse bedingten Vorgang. In der hierauf folgenden zweiten Phase erfolgt die Ausgestaltung dieser Knospe, welche die Anlage der Tochtergeneration bildet, zu einem neuen Organismus durch Bildung und Differenzierung der einzelnen Bestandteile bzw. Organe.

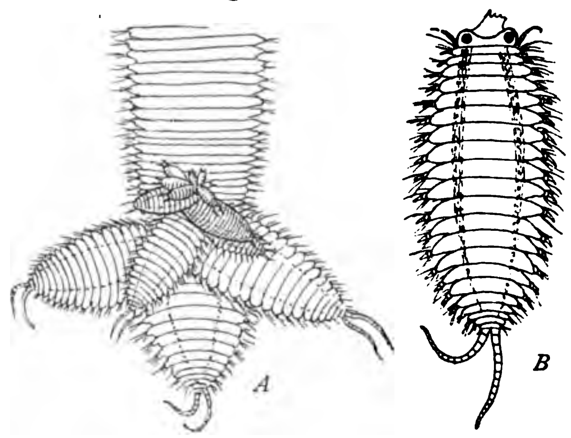


Fig. 3. *A* Hinterende von Trypanosillis misattiensis mit Knospen, *B* eines der durch Knospung entstandenen Geschlechtstiere. Aus KORSCHELT und HEIDER.

Wir haben bereits bei der Besprechung der Fortpflanzung durch Teilung darauf hingewiesen, daß bei der vegetativen Zeugung die Bildungspotenz im Organismus sehr mannigfaltig sein kann. Sie kann gewissermaßen durch äußere Bedingungen reguliert werden, meist ist sie aber durch den inneren Zustand des Organismus bedingt. Dasselbe gilt auch für die Fortpflanzung durch Knospung und diese Abhängigkeit von dem inneren Zustande des Organismus findet hier ihren Ausdruck oft in der verschiedenen Verbreitung der Bildungspotenzen. Diese Erscheinung tritt bei denjenigen Formen besonders klar hervor, bei denen die Knospenbildung streng auf gewisse, mit dieser Bildungspotenz ausgestattete Körperteile beschränkt ist. Darüber wird uns unten eine kurze Übersicht der Knospung im Tierreiche belehren.

Die Fortpflanzung durch Knospung kommt bei sehr vielen Tierklassen vor und kann in verschiedenen Formen verlaufen. Bei den Protozoen ist diese Zeugungsform sehr häufig. An der Oberfläche des Zelleibes erscheint zuerst eine plasmatische Knospe, und gleichzeitig verläuft im Innern des Organismus die Kernteilung, worauf sich ein Tochterkern in den plasmatischen Hügel hineinschiebt und sodann eventuell die Abschnürung des Tochterorganismus erfolgt. Bei den Cölenteraten entstehen durch Knospung aus einem Stammindividuum oft Tausende von Organismen, die sich entweder ganz ablösen oder mit dem Elternindividuum zeitweise oder dauernd verbunden bleiben können. Es ist eine eigene Erscheinung, daß bei lebhaftem Vermehrungsprozeß, z. B. bei den Schwämmen und Aszidien, Knospen sich auch an anderen Knospen, also aus dem noch nicht definitiv differenzierten Material bilden (Brutknospung).

Stockbildung

Wenn die Knospen sich von dem Stammorganismus nicht ablösen, so kann

es dadurch zu sog. Stockbildung kommen. Bei manchen Süßwasserpolypen, bei Tubulariden, Anthozoen (Fig. 4), bei Bryozoen und vielen Tunikaten entstehen auf diese Weise ganze Tierkolonien, in denen oft ein Individuum, z. B. ein Polyp, gleichsam die Achse des ganzen Stockes bilden kann (Fig. 4*C*); sonst sind aber die einzelnen Tiere physiologisch und morphologisch gleichwertige Individuen. In vielen Kolonien findet man sogar keinen Achsenpolypen. Bei den Bryozoen wurden die Knospungsprozesse sowohl an ausgewachsenen Organismen als auch an Embryonen konstatiert.

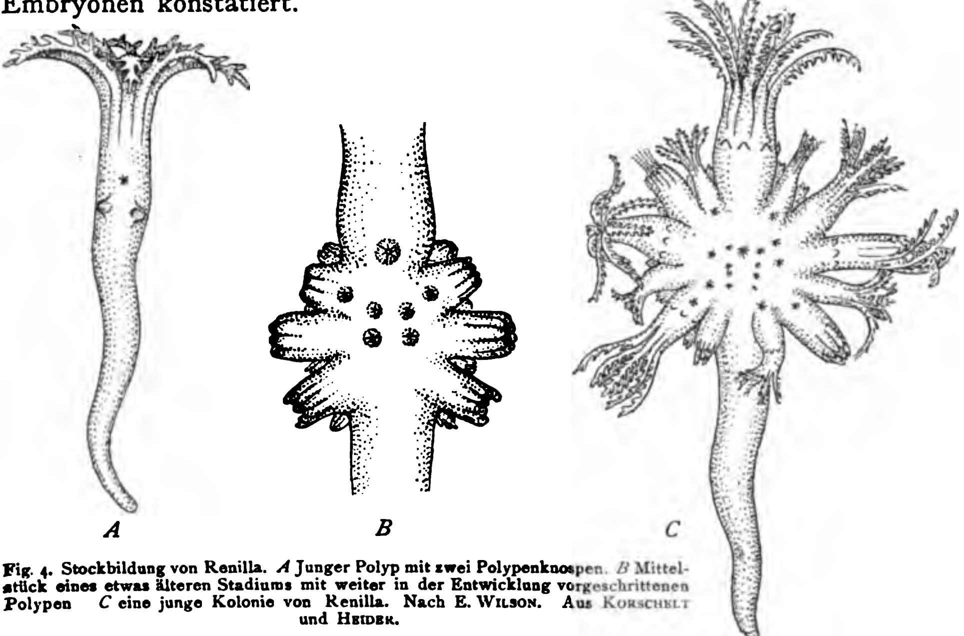


Fig. 4. Stockbildung von Renilla. *A* **Junger Polyp mit zwei Polypenknospen.** *B* **Mittelstück eines etwas älteren Stadiums mit weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Polypen** *C* **eine junge Kolonie von Renilla. Nach E. WILSON. Aus KORSCHELT und HEIDER.**

Sehr interessant sind die Knospungserscheinungen bei den Aszidien. Auf geschlechtlichem Wege erzeugte Larven besitzen die Eigenschaft, sich durch Knospung zu vermehren, und die so entstandenen Keimindividuen, die sog. Blastozoiden, können in ähnlicher Weise, also auf vegetativem Wege durch weitere Knospungsprozesse die Individuenanlagen neuer Generationen erzeugen. Alle diese von verschiedenen Generationen stammenden Individuen liegen oft in einem einheitlichen Zellulosemantel stark zusammengedrängt oder sind bloß durch die Basalpartie miteinander verbunden (Synaszidien). Die so entstandenen Stöcke können noch durch Zusammenschluß von mehreren Stöcken wachsen, ferner dadurch, daß einzelne Larven sich an Stöcke ansetzen, mit ihnen verschmelzen und sich an dem kolonialen Leben des Stockes beteiligen.

Bei der Tunikatenunterordnung der Pyrosomen wurde mehrmals eine charakteristische Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der Individuen im Stocke beobachtet, da sich die durch Knospung entstandenen Keimanlagen (Blastozoiden) durch die Fähigkeit des Überwanderns auszeichnen; durch Verschmelzung der Knospen werden verschiedene Anordnungen der Individuen in Stöcken bewerkstelligt, die für verschiedene Formen der Pyrosomen charakteristisch sind. Bei Cölenteraten werden ebenfalls Stöcke gebildet. Fig. 4 stellt die Bildung einer

solchen Kolonie bei der Anthozoe *Renilla* dar, bei welcher die Knospen in bestimmter Regelmäßigkeit am Mutterkörper entstehen. Bei anderen Cölenteraten, z. B. Tubularien, ist die Knospungsfähigkeit in besonderen Knospungsorganen lokalisiert. Es sind schlauchartige Körperausläufer, sie enthalten alle zur Bildung der Knospen nötigen Bestandteile, entspringen gewöhnlich am Hinterende des Körpers und bleiben mit ihm stets in Verbindung. Wenn aus diesen Organen, die in der Zoologie Stolonen genannt werden, durch Knospung neue Organismen entstehen, so bleiben sie selbstverständlich durch den Stolo mit dem Stammorganismus verbunden, und auf diese Weise kommt die Stockbildung zustande.

Der durch knospenartige Ausstülpung entstandene Stolo kann bei Salpen durch Gliederung auch eine lange Kette von Individuen bilden und verwandelt sich zuerst in eine Reihe von undifferenzierten, gleichsam embryonalen Individuen (Blastozoide), die später zu definitiven Tieren werden, so daß auf diese Weise eine Salpenkette bei gleichzeitigen Lageverschiebungen und Rotationen entstehen kann. Stolonenbildungen wurden auch bei Embryonen mancher Tiere beobachtet. Sehr interessant sind diesbezügliche Untersuchungen an Dolioliden. Hier entsteht der Stolo bereits bei Larven, an denen sich wanderungsfähige Knospen bilden. An der Oberfläche eines solchen Stolos kann man nämlich amöboide und sich später zu kleinen Gruppen zusammenschließende Wanderzellen („Phorozyten" — Korotneff) wahrnehmen. Die Gruppen der Wanderzellen bilden die Anlagen zu Knospen, aus denen sich sodann definitive Individuen entwickeln.

Polymorphismus als Folge der verschiedenen Differenzierung einzelner Individuen im Stocke.

Die vegetative Zeugung durch Knospung kann einer eigentümlichen Erscheinung den Ursprung geben, und zwar einer Kolonie mit polymorphen Individuen. Wir haben in den bisherigen Erörterungen über die Genese der Individuen gesprochen, welche mehr oder weniger gleichgestaltet sind und deren jedes die gesamten Lebensfunktionen auszuführen vermag.

Es sind aber Tiergruppen bekannt, bei denen wir einen eigentümlichen Polymorphismus beobachten können, da die durch Knospung entstandenen einzelnen individuellen Bestandteile der Kolonie nicht nur eine abweichende Gestalt annehmen, sondern sich auch in ihrer Arbeitsbestimmung spezialisieren. Wir wollen an einem Beispiel diese Erscheinung erläutern. Bei gewissen Hydrozoen (*Podocoryne*, *Hydractinia*) gibt es Kolonien, in denen an einem Stock mehrere Arten von Polypen unterschieden werden können. Man findet hier rosenförmige Individuen mit einem Kranz einfacher Tentakeln und mit Mundkegel, daneben an demselben Stocke auch die sog. Polypoide oder Wehr- und Schutzpolypen, die durch Knospung an dem Hauptstamm des Stockes entstanden, jedoch anders gestaltet sind als die gewöhnlichen Polypen. Bei einer anderen Gruppe der in Rede stehenden Polypen fehlt die Mundöffnung und die Tentakeln haben sich entweder nicht entwickelt oder sind stark rückgebildet; die sog. Schutzpolypen, welche wieder eine andere Gruppe bilden, sind nichts weiter als eine Reihe von Erhebungen des Tierkörpers, ebenfalls ohne Tentakeln und Mund. Noch mehr modifiziert erscheinen diejenigen Po-

lypen, welche zu Trägern der Geschlechtsindividuen werden, denn bei ihnen sind die Reduktionserscheinungen in der Organisation noch weiter vorgeschritten. Durch Knospungsprozeß entwickeln sich in diesen Stockpartien die Geschlechtsindividuen des Stockes, welche in ihrem Aussehen und ihrer Struktur von anderen, durch Knospung entstehenden Individuen sehr stark abweichen; sie sind gewöhnlich von glockenförmiger Gestalt, zeichnen sich durch den Besitz der Geschlechtsorgane aus, werden z. B. bei *Podocoryne* später von dem Stock abgetrennt und können ihre Geschlechtstätigkeit auch weit vom Stammindividuum ausüben.

Fig. 5 illustriert uns die Erscheinung des Polymorphismus. Bei dem Hydroiden ***Bougainvillia ramosa*** entstehen aus dem unteren netzförmig gebauten Körperteil (Hydrorhiza) durch Knospungsprozeß die Polypen und sog. Medusen, welche ganz anders gestaltet sind und andere physiologische Bestimmung haben.

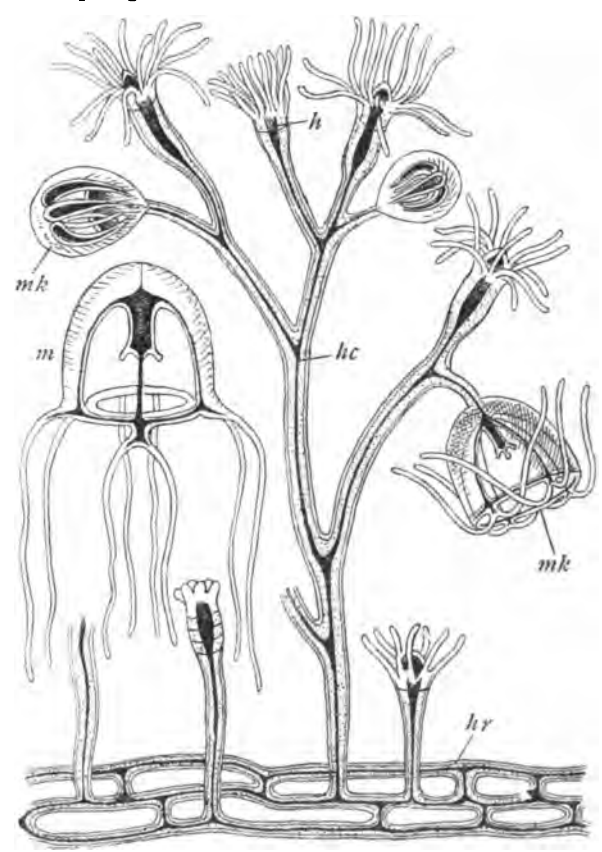


Fig. 5. Bougainvillia ramosae. Auf der Hydrorhiza (*hr*) knospende Hydranthen, sowie ein kleines Stöckchen (Hydrocaulus *hc*) mit Hydranthen (*h*) Nährpolypen und Medusenknospen (*mk*); *m* eine losgelöste junge Meduse (Margelis ramosa). Nach Allen. Aus Korschelt und Heider.

Bei dem Polymorphismus fällt es auf, daß alle diese verschieden ausgestalteten Individuen ihre Entstehung dem sich immer gleich bleibenden Knospungsprozeß verdanken, so daß die Differenzierung der Individuen eines und desselben Stammes durch andere morphogenetische Prozesse erklärt werden muß. Die Lebensweise der Tiere hat infolge der physiologischen Arbeitsteilung in einer solchen Kolonie zur Spezialisation einzelner Individuen geführt, so daß z. B. bei manchen Cölenteraten eine Gruppe von Polypen, bei denen sich die Mundöffnung ausgebildet hat, die Ernährungsfunktion des Stockes besorgt, eine andere (die Wehrpolypen) eine große Empfindlichkeit gegen äußere Reize entfalten und offenbar die Aufgabe der Verteidigung der Kolonie übernehmen, während die sog. Schutzpolypen die Kolonie schützen können, und die Geschlechtsindividuen die Reproduktionstätigkeit ausführen.

Beispiele zur Illustration dieser Erscheinung des Polymorphismus könnte man häufen, wir wollen uns auf das hier Angeführte beschränken und empfehlen

Lesern, die sich hierfür interessieren, das Studium der Cölenteratengruppe, besonders der Ordnung der Schwimmpolypen (Siphonophoren).

Vegetative Fortpflanzung durch Bildung von Gemmulen, Dauerknospen, Statoblasten.

Wir gehen jetzt zur Schilderung einer weiteren Form der vegetativen Fortpflanzung über, und zwar zur Zeugung durch Bildung von Dauerknospen, Gemmulen und Statoblasten. Die zwei ersten Kategorien der Zeugungsgebilde, die Dauer- oder Winterknospen und Gemmulen, finden wir besonders bei Spongien, die Dauerknospen auch bei Bryozoen. Diese mehrzelligen Gebilde (Fig. 6) bestehen aus dem Keim, welcher aus vielen zweikernigen Dotterzellen zusammengesetzt und von einer inneren Chitinhülle umgeben ist. Auf dieser Membran sitzen Skeletteile und außen folgt abermals eine Cuticularmembran. In den Hüllen ist die Öffnung (porus) wahrnehmbar. Solche Gemmulen werden von den Tieren gewöhnlich unmittelbar vor Eintritt der für das Tier ungünstigen Jahreszeit produziert, also in den Tropen (Gemmulen bei Spongien) vor der Trockenperiode, in unseren Breiten gegen den Herbst und den Winter. Diese Gebilde zeichnen sich durch große Widerstandsfähigkeit gegen ungünstige Witterungseinflüsse aus, sie sind besonders geeignet, die Trockenzeit bzw. Winterkälte zu überdauern und entfalten ihre Lebenskraft, sobald die Hemmung schwindet.

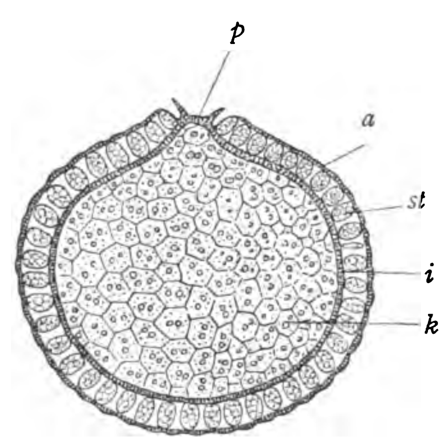


Fig 6. Schnitt durch die reife Gemmula von Ephydatia fluviatilis. *a* äußere, *i* innere Keimhülle, *k* Keimzellen, *p* Porus, *st* Schichte mit Skeletteilen. Nach A. WIERZEJSKI.

Vegetative Zeugung durch Sporen.

Endlich muß noch die letzte Form der vegetativen Fortpflanzung erwähnt werden, die Zeugung durch Sporenbildung. Unter Sporen verstehen wir einzellige, von manchen Organismen erzeugte Gebilde, die sich gewöhnlich durch größere Resistenz gegen die Einwirkung der Außenwelt auszeichnen und denen die Fähigkeit zukommt, eine neue Generation der betreffenden Art im Laufe der Entwicklungsvorgänge auszugestalten. Es ist zu beachten, daß die Sporen auch auf nichtvegetativem Wege entstehen können; doch berücksichtigen wir hier nur solche Fälle, in denen die Sporen ungeschlechtlich produziert werden. Die vegetative Sporenbildung ist im Pflanzenreiche sehr verbreitet; bei den Tieren hingegen tritt sie nur bei Einzelligen auf. Die vegetative Sporenbildung bei Protozoen verläuft unter gleichzeitiger Auflösung des ganzen Organismus in diese Reproduktionsgebilde, oft mit vorangehender Enzystierung des Organismus. Als Enzystierung bezeichnet man den Prozeß, bei welchem an der Oberfläche des Organismus die inneren und die äußeren Organellen, wie Vakuolen, Pseudopodien, Cilien verschwinden, die äußere Plasmaschicht eine Kapsel bildet, in der sich das Tier einschließt. Bei manchen Protozoen werden die Sporen auch im nackten Organismus gebildet.

Die biologischen Bedingungen der Sporenproduktion bei den Protozoen scheinen die gleichen zu sein wie in der Metazoengruppe bei der Entstehung

der Gemmulen oder Statoblasten, es handelt sich auch darum, schwereren Existenzbedingungen zu trotzen und die Kontinuität der Art zu erhalten. Diese Dauerhaftigkeit ist besonders bei gewissen Bakterienarten erstaunlich: so können z. B. die Milzbrandsporen der Temperatur der flüssigen Luft, also ca. — 190° C., 1—7 Tage ausgesetzt werden, ohne ihre Keimungsfähigkeit einzubüßen.

Die erstaunliche Resistenz der lebendigen Materie in einem so ganz ungewöhnlichen Zustande wurde neuerlich bei der Erklärung der Herkunft des Lebens auf unsere Erde besonders von Arrhenius herangezogen, welcher in seinen Studien über dieses Problem die Möglichkeit einer Überwanderung von kleinsten Lebewesen von anderen Planeten auf unsere Erde eben in diesem Zustande annimmt, da die lebendige Materie die im Weltall herrschende niedrige Temperatur in dieser Form aushalten könnte.

Diese kurzen Bemerkungen über die vegetative Fortpflanzung der tierischen Organismen mögen genügen. Ich möchte hier nur noch einen Umstand hervorheben. Jeder Metazoenorganismus ist bekanntlich aus vielen Zellelementen zusammengesetzt, welche, wenn sie auch im Dienste des Ganzen stehen, eine mehr oder weniger beschränkte Individualität in der Lebens- und Reproduktionstätigkeit besitzen. Nun ist es von großer biologischer Bedeutung, daß die Vermehrungsaktion dieser zellulären Individuen, welche Bestandteile des Organismus bilden, stets vegetativ verläuft, und zwar gewöhnlich als karyokinetische, seltener als amitotische Teilung.

Die zellulären Bestandteile des vielzelligen Organismus vermehren sich durch Teilung.

II. Geschlechtliche Fortpflanzung.

Ich habe bereits in der Einleitung zu diesem Kapitel hervorgehoben, das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung bestehe darin, daß die neue so gezeugte Generation ihre Genese zwei zuerst getrennten Elementen verdankt, die von den elterlichen Organismen bzw. von dem elterlichen Organismus produziert werden. Diese zwei Zellelemente, welche man als Geschlechtszellen oder Sexualelemente bezeichnet, müssen miteinander verschmelzen, und erst dieser Akt gibt in der Regel die Anregung zum Entwicklungsprozeß. Die Geschlechtselemente entstehen im elterlichen Körper und konnten eine Zeitlang als seine Bestandteile aufgefaßt werden.

Der geschlechtlichen Zeugungsform begegnen wir sowohl bei den Protozoen, als auch in der Metazoengruppe. Bei den Protozoen, deren ganzer Körper aus einer Zelle besteht, kann der ganze Organismus als Sexualelement fungieren. Jedoch obwohl man zwischen dem Protozoon, welches vegetative Lebensfunktionen ausführt, und dem einzelligen Wesen, welches als Geschlechtsindividuum die propagatorische Tätigkeit ausübt, oft keine morphologischen Unterschiede wahrnimmt, so wird man doch mit großer Wahrscheinlichkeit gewisse physiologische Unterschiede in diesem Lebensstadium annehmen können.

Allgemeines über Geschlechtsindividuen der Protozoen.

Es drängt sich weiter die Frage auf, ob die beiden an dem Geschlechtsakt (Kopulation) teilnehmenden Elemente sich voneinander unterscheiden. Schon im Bereich der Protozoen bemerkt man sehr oft auffallende unterscheidende

morphologische Merkmale bei den beteiligten Elementen. Bei den Einzelligen, wo die Geschlechtserscheinungen eine kolossale Mannigfaltigkeit aufweisen[1]), werden oft Geschlechtselemente produziert, welche sich gleich auf den ersten Blick als zwei verschiedene Arten unterscheiden lassen, während man bei anderen Formen, wo die Individuen sich oft nur temporär miteinander vereinigen, keine Differenz bemerkt. Es ist jedoch wieder sehr wahrscheinlich, daß auch in diesen Fällen gewisse physiologische oder chemische Unterschiede zwischen beiden kopulierenden Organismen bestehen und daß eben bei der Konjugation eine Wechselbeziehung zwischen beiden Partnern stattfindet. Bei näherer Betrachtung kann man zu dem Schluß kommen, daß man schon bei Protozoen von männlichen und weiblichen Individuen reden kann.

Geschlechtsindividuen bei Metazoen.

Noch deutlicher tritt uns dieser Unterschied bei den Metazoen entgegen; hier sind stets morphologische Unterschiede zwischen den männlichen Geschlechtselementen, sog. Spermatozoen, und den weiblichen, sog. Eiern, unverkennbar. In der Fähigkeit der Produktion von Spermatozoen oder von Eiern besteht auch das Kriterium des Geschlechtes. Die Organe, in denen die Geschlechtselemente im Organismus entstehen, bezeichnet man als Genitaldrüsen oder Gonaden. Es gibt Organismen, deren Genitaldrüse nur Spermatozoen produziert, und sie gelten als männliche, andere hingegen, welche ihrer Struktur nach befähigt sind, Eier zu produzieren, als weibliche Individuen. Außer diesen zwei Kategorien gibt es noch eine dritte: Hermaphroditen, welche bei vielen Tierarten in der Regel, bei anderen als Mißbildung vorkommen; ihre Organisation ist eine derartige, daß die Individuen die beiden Arten der Geschlechtselemente zu erzeugen vermögen.

Kriterium des Geschlechtes, primäres Geschlechtsmerkmal.

Wir müssen also beachten, daß das Hauptkriterium des Geschlechtes in der Fähigkeit der Produktion der Geschlechtselemente von bestimmter Art besteht. Diese Formulierung des Geschlechtsbegriffes beugt den mannigfaltigsten Mißverständnissen vor, welche entstehen müßten, wenn man bloß auf Grund äußerer Merkmale das Geschlecht beurteilen wollte.

Die sekundären Geschlechtscharaktere, Geschlechtsdimorphismus. Morphologische sekundäre Geschlechtsmerkmale.

Dies führt uns auf das Gebiet des Problems des Geschlechtsdimorphismus. Es ist allgemein bekannt, daß bei sehr vielen Tierarten die männlichen und die weiblichen Individuen sich voneinander durch ihre morphologischen Merkmale unterscheiden. Diese Erscheinung bezeichnet man in der Biologie als Geschlechtsdimorphismus. Wir müssen diese Erscheinung so auffassen, daß ein bestimmter Merkmalskomplex mit dem wesentlichen Geschlechtscharakter, der Fähigkeit, Geschlechtselemente von bestimmtem Typus zu produzieren, in korrelativem Zusammenhang steht. Es leuchtet also ohne weiteres ein, daß mit den morphologischen Merkmalen Hand in Hand auch bestimmte physiologische Charaktere auftreten, so daß sich die weiblichen Individuen von den männlichen oft durch eine ganze Reihe von physiologischen Merkmalen unterscheiden. Alle diese morphologischen und physiologischen Merkmale, wel-

---

1) Vgl. in dieser Beziehung die Werke von Calkins „The Protozoa"; Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde, 1911; Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1901; Boveri, T., Das Problem der Befruchtung, 1902.

che mit der Fähigkeit der Produktion der Geschlechtselemente von bestimmtem Typus verbunden sind, nennen wir sekundäre Geschlechtscharaktere. Es ist jedoch zu beachten, daß diese Korrelation zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Tieren mit Geschlechtsdimorphismus zwar in der Regel konstant ist, daß jedoch in der Natur auch zahlreiche, auf unregelmäßiger Korrelation beruhende Ausnahmen vorkommen, welche eventuell zu falscher Bestimmung des Geschlechtes führen können, wenn man das ausschlaggebende Kriterium des Geschlechtes nicht genügend beachtet.

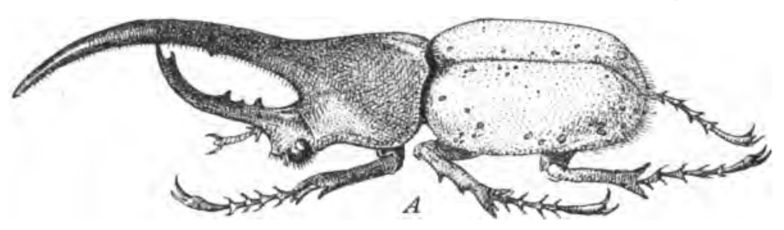
Es würde weit über den Rahmen dieses Aufsatzes hinausgehen, wenn wir bei einzelnen Tierarten die sekundären Geschlechtscharaktere aufzählen wollten. Wir müssen uns mit ein paar Beispielen begnügen und im übrigen auf die Hand- und Lehrbücher der Zoologie verweisen, wo man bei den Beschreibungen der Arten eine ungeheure Mannigfaltigkeit der Merkmalsformen besonders auf morphologischem Gebiete behandelt findet. Die Differenzen zwischen dem Weibchen und Männchen äußern sich sowohl in Größe und äußerer Gestalt, als auch im Aussehen und im Bau der Organe.

Im innigsten Zusammenhange mit den Geschlechtsdrüsen stehen die Ausführwege des Genitalapparates, welche beim Männchen und Weibchen verschieden organisiert sind. Das gilt nicht nur für den Geschlechtskanal selbst, wie Samenleiter bei Männchen, Eileiter, Uterus, Scheide bei Weibchen, sondern auch für den Typus der sog. akzessorischen Drüsen, welche zu dem Geschlechtsapparat gehören. Die letzteren haben bei beiden Geschlechtern eine andere physiologische Funktionsbestimmung, wodurch auch ihre abweichende Struktur bedingt wird. So finden wir z. B. beim Säugetiermännchen die sog. Vesiculae seminales, die Vorstehedrüse, die Cowperschen Drüsen, welche im weiblichen Geschlechtsapparat fehlen. Als sekundäre Geschlechtsmerkmale müssen auch die Kopulationsapparate aufgefaßt werden, welche bei Weibchen und Männchen sehr oft verschieden gebaut sind. Alle diese Merkmale betreffen den Genitalapparat. Die sekundären Geschlechtscharaktere können jedoch auch in anderen somatischen Merkmalen der beiden Geschlechter Ausdruck geben. Die Männchen können oft an Größe das Weibchen stark übertreffen, worin wir ein Anpassungsresultat erblicken können, da es oft in die Lage kommt, das Weibchen zwecks Begattung zu bewältigen, zu erkämpfen oder die Nachkommenschaft zu verteidigen.

Als allgemein bekanntes Beispiel des Geschlechtsdimorphismus können wir den Hirschkäfer (*Lucanus cervus*) anführen. Das Männchen übertrifft das Weibchen stark an Größe, außerdem unterscheiden sich die beiden Geschlechter auch durch andere Merkmale, wie z. B. auffallend große Mandibel beim Männchen, bedeutend kleinere beim Weibchen. Beim ersteren entwickeln sich ferner oft verschiedene Organe, welche zur Abwehr oder zum Kampf um das Weibchen dienen können. Fig. 7 illustriert deutlich, wie auffallend die Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Individuum sein können. Jedermann sind ferner die nur dem männlichen Geschlechte eigentümlichen Geweihe bei Hirschen (Cerviciden) wohl bekannt. Merkwürdig sind auch gewisse Haft- und

Klammerwerkzeuge, die dem Männchen beim Begattungsakte zum Festhalten des Weibchens dienen und sich besonders eben während der Brunstzeit, in der sie hauptsächlich fungieren müssen, stärker entwickeln; so beobachtet man z. B. beim Froschmännchen vor der Brunstzeit eine Anschwellung an Daumen (Gerharz).

Auch die Färbung bildet häufig ein unterscheidendes Merkmal zwischen beiden Geschlechtern, so z. B. bei Insekten, besonders bei Schmetterlingen, ferner bei Fischen, wo sie oft sehr auffallend ist (Newman bei *Fundulus*), besonders aber bei Vögeln im Gefieder (beim Paradiesvogel, beim Pfau u. a.). Es wurde oben bemerkt, daß die Männchen die Weibchen an Größe oft übertreffen; der Geschlechtsdimorphismus kann sich aber auch in entgegengesetzter Erscheinung äußern. Als Extrem in dieser Beziehung können die sog. Zwergmännchen, die bei manchen Tieren, wie Rankenfüßlern, parasitischen Copepoden und Isopoden, vorkommen, gelten. Die Männchen sind bei Cirripedien z. B. ganz klein und von ganz rudimentärer Organisation; sie entbehren auch der wichtigsten vegetativen Organe, besitzen sogar keinen Verdauungsapparat und führen nur ein parasitisches Leben am Weibchen, oft zu mehreren Exemplaren zugleich. Diese kolossale Rückbildung in der Organisation der männlichen Wesen muß hier als Ausdruck des extremen Geschlechtsdimorphismus betrachtet werden.



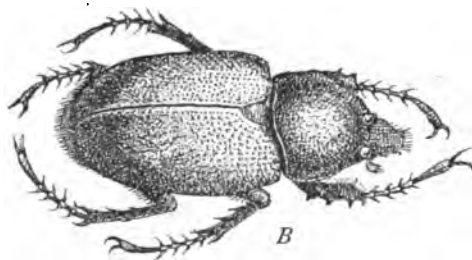


Fig. 7. Dynastes hercules. *A* Männchen, *B* Weibchen. Nach HENNEGUY.

Physiologische sekundäre Geschlechtsmerkmale.

Außer morphologischen Charakteren, welche als sekundäre Geschlechtsmerkmale mit der Art der Genitaldrüse im korrelativen Verhältnis stehen, sind auch noch physiologische Eigentümlichkeiten zu erwähnen, welche ebenfalls als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet werden müssen. Teilweise tragen sie nur quantitativen Charakter: die von verschiedenen Geschlechtern hervorgebrachten Töne und Geräusche weichen oft stark voneinander ab; auch auf dem Gebiete des Stoffwechsels gibt es auffallende Differenzen zwischen den weiblichen und den männlichen Individuen. Der Brust- und Bauchatmungstypus beim Menschen bilden ebenfalls ein Beispiel der sekundären physiologischen Geschlechtscharaktere. Ein besonders eklatantes Beispiel bildet in dieser Hinsicht die Erscheinung der Menstruation, welche bei Affen und beim Menschen einen physiologischen Unterschied von qualitativer Natur zwischen beiden Geschlechtern darstellt. Die Gebärmutter des Weibes, besonders aber deren Schleimhaut, unterliegt bekanntlich zyklischen Veränderungen.

In bestimmten Zeitabständen treten bei weiblichen Individuen hyperämische Zustände im Geschlechtstraktus auf, die von intensiver Schleimproduktion begleitet werden und deren Kulminationspunkt Blutungen aus den Geschlechtswegen bilden. Diese während der Zeit des ganzen Geschlechtslebens in bestimmten Zeitabständen auftretenden Erscheinungen sind nur den Primaten eigentümlich, doch hat man auch in vielen anderen Säugetierordnungen gewisse Vorgänge in der sog. Brunstzeit konstatiert, die in einer allerdings ziemlich weiten Analogie zu den Menstruationsphänomenen stehen.

Verhältnis zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren.

Nachdem wir uns in Hauptzügen mit den Erscheinungen sekundärer Geschlechtsmerkmale vertraut gemacht haben, kann man eine weitere Frage, nämlich bezüglich des Zusammenhanges zwischen den primären und den sekundären Geschlechtsmerkmalen, aufwerfen. Mit dieser Frage befassen sich in der modernen Biologie zahlreiche Untersuchungen. Es war schon längst aus täglicher Erfahrung bekannt, daß männliche oder weibliche Individuen, welche ihre Geschlechtsdrüsen eingebüßt haben, welche also nicht imstande sind, ihre Geschlechtstätigkeit auszuüben, gewisse, oft weitgreifende Abänderungen erfahren. Diese Beobachtung kann als Ausgangspunkt für die Vermutung dienen, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale von der Genitaldrüse ausgelöst wird. Die Genese der sekundären Geschlechtscharaktere kann jedoch auch anders gedeutet werden: man könnte nämlich vermuten, daß die Anregung zur Ausbildung der männlichen oder der weiblichen Charaktere durch dieselben Momente gegeben wird, welche die Differenzierung der Geschlechtsdrüse bestimmen. Im ersten Fall, wenn zuerst die Genitaldrüse sich differenzierte und erst durch dieselbe andere Geschlechtsmerkmale in ihrer Ausgestaltung bedingt wären, könnte man von sekundärer Bestimmung derselben sprechen; im zweiten Fall hingegen wäre die Determinierung der sekundären Geschlechtscharaktere ebenso primär wie diejenige der Geschlechtsdrüse. Um dieser wichtigen Frage näher zu treten, bedienten sich die in neuerer Zeit an diesem Problem arbeitenden Forscher folgender Methoden:

1. Analyse der Entwicklungsanomalien, 2. Beobachtung der durch parasitäre Kastration der Keimdrüsen bewirkten Erscheinungen, 3. Kastration auf operativem Wege, 4. Transplantation der Geschlechtsdrüsen des anderen Geschlechtes und nachträgliche Beobachtung der morphologischen, physiologischen und psychischen Eigenschaften der untersuchten Tiere.

Die Beobachtung an Mißbildungen, insbesondere an Hermaphroditen.

Was die erste Kategorie der Erscheinungen betrifft, d. i. Mißbildungen, so kommen hier vor allem die Zwitterindividuen in Betracht, und zwar Exemplare, bei denen sich an Stelle des Eierstocks oder der Hoden die Zwitterdrüse (Ovotestis) ausgebildet hat, oder zwei besondere Drüsen von zwei verschiedenen Geschlechtern. Solche Mißbildungen wurden bei sehr verschiedenen Tierklassen beschrieben. Als Beispiel kann uns ein Fall von wirklichem Hermaphroditismus beim Menschen dienen, welcher von Garré beschrieben und von Simon durch mikroskopische Untersuchungen der exstirpierten Geschlechtsdrüse bestätigt wurde. Bei diesem Individuum konnte man einen Teil der dem männlichen Geschlechte eigenen Merkmale konstatieren, wie die Gestaltung des Penis,

oder die vorkommenden, von Abgängen von weißlich schleimiger Flüssigkeit begleiteten Erektionen des Geschlechtsgliedes, sowie den typisch männlich gebauten Samenleiter und psychische Erregungen, deren Mittelpunkt stets ein weibliches Wesen bildet. Anderseits aber besaß das Individuum stark angeschwollene Brüste, typischen Eileiter mit Fimbrien und, was hier physiologisch sehr interessant war, traten vom 17. Lebensjahre an allmonatlich in ganz regelmäßigen vierwöchentlichen Intervallen Blutungen aus den Geschlechtswegen ein. In diesem Fall also, wo die Ovotestis konstatiert wurde, sehen wir im Soma des Individuums ein Gemisch von sekundären, beiden Geschlechtern eigenen Geschlechtsmerkmalen.

In der Klasse der Gliederfüßler wurden mehrmals als Mißbildungen derart gebaute Hermaphroditen beschrieben, welche zugleich den Eierstock und den Hoden besaßen. Solche Fälle nennt man Gynandromorphismus oder Hermaphroditismus lateralis. Was die sekundären Geschlechtsmerkmale betrifft, so konnte man in vielen derartigen Fällen konstatieren (Standfuß, Wanke, Toyama u. a.), daß auf der Seite des Hodens die männlichen, auf der Seite des Eierstockes die weiblichen Merkmale zum Vorschein kommen. Besonders schön und deutlich ist diese Erscheinung bei den Schmetterlingen zu sehen, bei denen der Geschlechtsdimorphismus sich durch verschiedene Färbung und Zeichnung der Flügel geltend macht. Die gynandromorphischen Exemplare sind in solchen Fällen z. B. rechts weiblich, links männlich gefärbt.

Jedoch die nähere Analyse solcher Fälle ergibt keine unzweideutigen Resultate. Man kann nämlich auch hier nicht entscheiden, ob die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale von den Genitaldrüsen ausgelöst wurde, oder ob unter dem Einfluß derselben Faktoren sowohl die Determination des Typus der Gonade, als auch der Art der sekundären Geschlechtsmerkmale erfolgt. — Dabei ist noch zu beachten, daß die Literatur über Mißbildungen uns auch über solche Fälle berichtet, in denen die sekundären Geschlechtsmerkmale der Art der Gonade nicht entsprechen. Wollte man das Geschlecht des Individuums stets nur nach der Gestaltung der äußeren Genitalien definieren, so könnte leicht die Diagnose infolge der ziemlich häufigen Fälle des sog. Pseudohermaphroditismus falsch ausfallen. Mit diesem Namen bezeichnet man die Erscheinung, welche auf falscher Korrelation sekundärer Geschlechtsmerkmale mit dem Gonadentypus beruhen. Die äußeren Genitalien können z. B. weiblich aussehen und auf Grund des primären Geschlechtscharakters, der Produktion von Geschlechtselementen muß das Individuum als männlich bezeichnet werden.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß man auf Grund der Analyse der Mißbildungen nicht entscheiden kann, ob sich die sekundären Geschlechtsmerkmale unter dem Einfluß der Gonaden und in unmittelbarer Abhängigkeit von ihnen bilden.

Beobachtungen an Kastraten.

Von größerer Bedeutung für unser Problem sind die an Kastraten gemachten Beobachtungen. Die Kastration kann in der Natur durch parasitische, in den Gonaden anderer Tiere lebender Organismen herbeigeführt werden. Diese Erscheinung wurde durch den französischen Forscher Giard entdeckt und

Parasitäre Kastration.

von ihm als parasitäre Kastration bezeichnet. Giard hat nämlich festgestellt, daß die zu der Gruppe der Rankenfüßler (*Cirripedia*) gehörende, in den Geschlechtsdrüsen der Krebse parasitierende *Sacculina Fraissei* die Sexualdrüsen von *Stenorhynchus phalangium* fast zum Verschwinden bringt. Dieselbe Erscheinung wurde von Giard später bei einer ganzen Reihe von Tieren und Pflanzen festgestellt. Nun drängt sich die Frage auf, ob bei der Vernichtung der Gonaden die sekundären Geschlechtscharaktere eine Änderung erfahren können. Am gründlichsten wurde diese Frage von G. Smith erforscht. Nach seinen Untersuchungen zeigen die Männchen von *Inachus scorpio*, deren Geschlechtsdrüsen von dem Parasiten *Sacculina* befallen werden, eine beträchtliche Veränderung der für das männliche Geschlecht charakteristischen sekundären Merkmale, so daß der männliche Charakter sich oft nur in den Kopulationswerkzeugen äußert. Die Hauptunterschiede zwischen dem Weibchen und Männchen beruhen nämlich auf der Gestalt des Abdomens (Fig. 8) und der Scheren (Fig. 8 u. 9). Vergleicht man hingegen das Weibchen (Fig. 9B) mit einem kastrierten Männchen (Fig. 9C), so findet man diese Differenzen verschwindend gering. Aus diesem Zustand erholen sie sich auch dann nicht, wenn die durch den Parasiten vernichtete Gonade wieder regeneriert. Es ist dabei beachtenswert, daß das Produkt dieser Regeneration nicht die männliche, sondern die hermaphroditische Geschlechtsdrüse ist, welche sowohl Eier als auch Samenfäden zu erzeugen vermag.

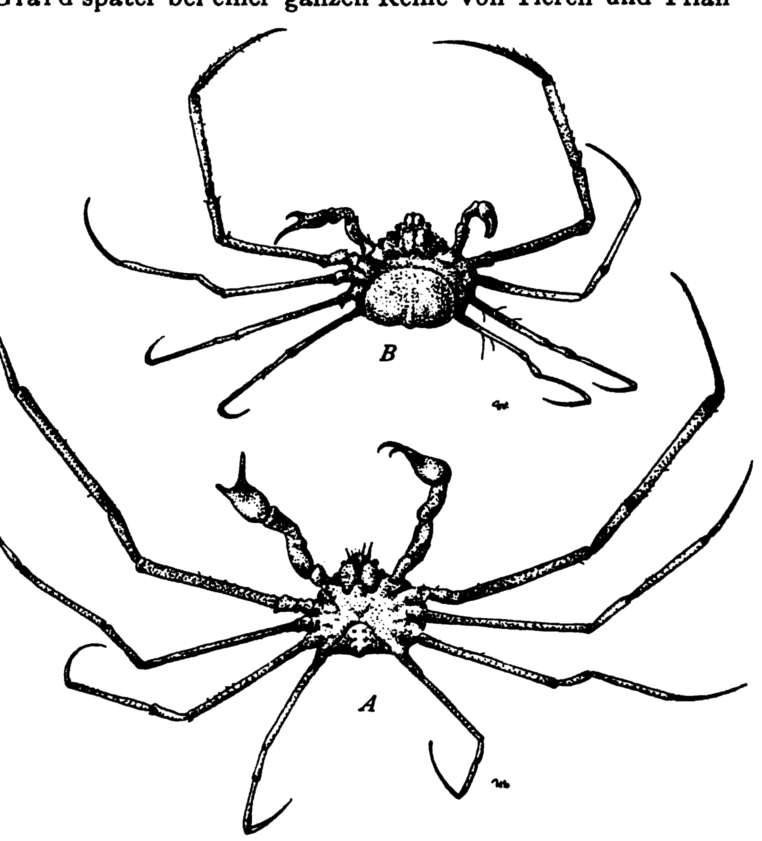


Fig. 8. Inachus mauritanicus, von der ventralen Fläche gesehen. *A* Männchen, *B* Weibchen. Nach G. Smith.

Anders verhält sich das Weibchen nach vollzogener parasitischer Kastration. Das Weibchen verändert seine Gestalt hinsichtlich der sekundären Ge-

schlechtsmerkmale nicht, die Scheren und das Abdomen behalten auch nach der Kastration das weibliche Aussehen. Bei der Deutung seiner Beobachtungsresultate legt Smith Hauptgewicht auf die Frage, ob die Differenzierung der sekundären Geschlechtsmerkmale direkt von der Gonade abhängig ist oder nicht. Von Belang ist hier die Tatsache, daß die weiblichen Geschlechtsmerkmale sich im kastrierten Organismus entfalten, bevor sich die Gonade, der Eierstock bzw. die Zwitterdrüse regeneriert hat. Die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale findet hier also eigentlich in Abwesenheit der Gonade statt. Nach Smith ist die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht von dem Typus der bereits ausgebil-

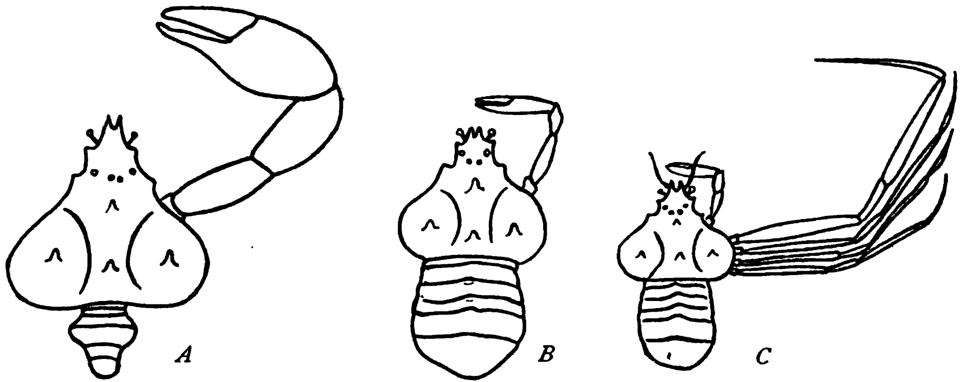


Fig. 9. Schematische Darstellung des Männchens (*A*) und Weibchens (*B*) von Inachus mauritanicus von der dorsalen Fläche gesehen, mit Berücksichtigung der Scherengestalt. *C* Männchen nach parasitärer Kastration. Nach G. SMITH.

deten Gonade abhängig, sondern die Differenzierung der beiden, sowohl der primären als auch der sekundären, Geschlechtscharaktere ist auf den gemeinsamen Faktor zurückzuführen, von dem man vermuten kann, daß er sich im Körper als formative sexuelle Substanz befindet.

Die Geschlechtsdrüse könnte als eine bevorzugte Stelle der Produktion dieser formativen Substanz betrachtet werden. Sie wird aber auch in anderen Körpergeweben erzeugt. Die sekundären Charaktere wären aber nicht nur von der Qualität dieser Substanz abhängig, sondern sie wären nach Smith auch durch die lokale Differenzierung der Körpergewebe bedingt.

Operative Kastration.

Sehr wichtig für die Beurteilung der sekundären Geschlechtsmerkmale sind weiter die Resultate von Versuchen mit operativer Kastration bzw. mit Kastration und Implantation der Gonaden. Die Ergebnisse solcher Versuche bei niederen und bei höheren Tieren sind voneinander etwas verschieden. Bei Wirbellosen wurden Kastrationsexperimente vor allem an Insekten, insbesondere an Schmetterlingen ausgeführt. Wir verdanken sie Oudemans, Kellog, Meisenheimer und Kopeć. Unter den Faltern finden wir Arten mit besonders ausgeprägtem Sexualdimorphismus; zu diesen gehört *Lymandria dispar*, an welcher die meisten diesbezüglichen Versuche ausgeführt wurden. Die Weibchen und Männchen dieser Falter unterscheiden sich voneinander durch ganz verschiedene Farbe der Flügel und die Form der Antennen, so daß man sie

auf den ersten Blick unterscheiden kann. Die Kastration der Weibchen und Männchen, deren Folgen besonders gründlich von Meisenheimer untersucht wurden, ergab keine Änderung in den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Die Kastration wurde bei der Raupe ausgeführt, so daß die Entfaltung der sekundären Geschlechtscharaktere sich noch bei fehlender Gonade vollzog. Trotzdem machte sich der Einfluß der Kastration nicht geltend.

Kombination der Kastration mit der Implantation der Gonaden des entgegengesetzten Geschlechtes.

Meisenheimer und Kopeć gingen in ihren Experimenten noch weiter: nach der Kastration wurden den kastrierten Raupen die Gonaden des entgegengesetzten Geschlechtes implantiert, so daß die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale im Imagostadium unter dem Einfluß der Geschlechtsdrüse stattfand. Die sekundären Geschlechtscharaktere, die sich in kastrierten Männchen mit implantiertem Eierstock entfalteten, trugen jedoch rein männlichen Charakter zur Schau. Die Injektion von Blut des entgegengesetzten Geschlechtes (Kopeć) hatte ebensowenig Einfluß auf die sekundären Geschlechtscharaktere. Man könnte also vermuten, daß die sekundären Geschlechtscharaktere im ontogenetischen Geschehen derart fixiert sind, daß die Geschlechtsdrüsen ihnen gegenüber gewissermaßen machtlos sind. Deswegen stellte Meisenheimer eine Experimentenserie an, in der er den Einfluß der Gonaden auf die sekundären Geschlechtscharaktere bei dem regenerativen, nicht ontogenetischen Bildungsprozeß zu ermitteln suchte. Die Anlagen der Flügel wurden gleichzeitig mit der Kastration und Transplantation der Gonade des entgegengesetzten Geschlechtes beseitigt. Das Tier war also veranlaßt, die Flügel neu durch den Regenerationsvorgang zu ersetzen, was hier unter dem Einfluß der geänderten Geschlechtsdrüse geschah. Es stellte sich heraus, daß sowohl in denjenigen Fällen, in denen die Neubildung der Flügel während der regenerativen Entwicklung jeglicher Einwirkung einer Geschlechtsdrüse entbehrte, als auch in solchen Fällen, wo die Regeneration beim Individuum in Gegenwart der Keimdrüse des entgegengesetzten Geschlechtes verlief, sich nirgends auch nur die geringste Spur eines Einflusses der Abwesenheit der Drüse bzw. der fremden Gonade bemerken ließ. Da bekanntlich die Qualität des Geschlechtstriebes auch als ein sekundäres Geschlechtsmerkmal gelten muß, wurde in neueren Forschungen auch dieser Geschlechtscharakter berücksichtigt; es zeigte sich aber dabei, daß die Sexualitätsinstinkte sich nicht ändern lassen, weder durch Kastration allein, noch in Verbindung mit Transplantation der fremdgeschlechtlichen Gonaden, denn es kopulieren sowohl operierte Falter untereinander, als auch normale Falter mit operierten, ebenso leicht wie dies unter normalen Stücken zu geschehen pflegt. Das Männchen „kopuliert sogar mit einem abgetrennten weiblichen Abdomen" (Kopeć).

Aus allen diesen Versuchsresultaten ist ersichtlich, daß die sekundären Geschlechtscharaktere bei wirbellosen Tieren von dem Gonadetypus nicht direkt abhängig sind, sondern daß im Gegenteil sowohl die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere, als die Differenzierung der Gonade, das ist also das primäre Geschlechtsmerkmal, durch andere Faktoren bedingt sein müssen.

Anders gestalten sich diese Verhältnisse bei Wirbeltieren. Diesbezügliche

sehr interessante Versuche und Beobachtungen wurden an Fröschen (Gerharz, Nußbaum, Pflüger, Meisenheimer), an Ratten, Meerschweinchen (Steinach), an Cerviden (Rörig), menschlichen Kastraten (Groß und Tandler) und anderem Material gemacht. So wurde z. B. an Froschmännchen, bei denen, wie bekannt, vor der Brunstzeit die Samenblasen stark anschwellen, ferner die Daumen und Vorderarmmuskeln sich stark vergrößern, eine einseitige oder doppelseitige Kastration vorgenommen, worauf bei den Kastraten trotz guter Fütterung eine weitgehende Rückbildung der Brunstorgane eintrat. Weitere diesbezügliche, von Nußbaum vorgenommene Experimente zeigten, daß die Geschlechtsdrüse sich aus kleinen, nach der Exstirpation zurückgebliebenen Resten zu regenerieren vermag und daß die Neubildung des Hodengewebes eine Anschwellung der Brunstorgane zur Folge hat. Die Abhängigkeit des Zustandes der Brunstorgane von der Gegenwart der Gonade wurde ferner durch weitere Versuche positiv nachgewiesen, denn eine Implantation von kleinen Hodenstücken oder eine Injektion einer gewissen Menge zerquetschter Hodensubstanz in die Rückenlymphsäcke der Froschkastraten hatte in dem Kastratenorganismus die Entfaltung der Brunstorgane zur Folge; man bemerkte in diesem Fall eine Anschwellung sowohl der Samenblasen, als auch der Daumen, so daß durch diesen Eingriff die Folgen der Kastration wenigstens zum großen Teil beseitigt erschienen. Beachtenswert ist ferner auch der Umstand, daß durch Implantation von Eierstöcken (Meisenheimer) in dieser Hinsicht ebenfalls ähnliche Erfolge erzielt wurden, wenn auch der Effekt dieser Prozedur sich nicht so stark äußerte wie bei der Implantation der Hodensubstanz.

Innere Sekretion der Gonaden und ihre Bedeutung für die sekundären Geschlechtsmerkmale.

Unleugbar kommt diesen Experimenten auch eine große theoretische Bedeutung zu. Da die in den Organismus eines Kastraten eingeführte Hodensubstanz sich in diesem isoliert, ganz außerhalb des normalen Nerven- und Gefäßzusammenhanges befindet, so ergibt sich daraus der Schluß, daß bei dem Einfluß der Gonaden auf die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale die chemische Einwirkung der Hodensubstanz den Ausschlag gibt.

Auf Grund zahlreicher durch diese Untersuchungen erkannter Tatsachen nimmt die moderne Biologie die sog. innere Sekretion der Organe an, und da einer Reihe von Organen die Fähigkeit zukommt, gewisse Substanzen, sog. „Hormonen", zu produzieren, die in den Blutkreislauf gelangen und verschiedene, oft entlegene Organe in ihrer Funktion oder morphogenen Ausgestaltung beeinflussen können, so sieht man sich zu der Annahme gezwungen, diese Fähigkeit der Hormonenproduktion bei höheren Tieren auch den Gonaden zuzuschreiben. Auf die Frage, ob die Hormonen der Gonaden der männlichen und der weiblichen Individuen eine spezifische Wirkung auf sekundäre Geschlechtsmerkmale ausüben, werfen die Untersuchungen Steinachs viel Licht. Als nämlich einige Wochen alten Männchen von Ratten und Meerschweinchen nach durchgeführter Kastration Ovarien subkutan oder subperitoneal implantiert wurden, zeigte es sich, daß bei solchen Versuchstieren die Entwicklung von sekundären männlichen Geschlechtscharakteren eine Hemmung erfuhr, dagegen sich weibliche Charaktere (Brustwarzen, Mammae) ent-

wickelten. Diese Versuchsergebnisse bestätigen nicht nur die These, daß die Gonaden durch ihre chemischen Sekrete den Organismus in seiner morphogenen Tätigkeit beeinflussen, sondern bilden auch einen Beweis für eine gewisse Spezifität des Gonadentypus, da sich der Einfluß des Eierstockes hier in der Hervorrufung von weiblichen Geschlechtscharakteren sogar beim männlichen Organismus äußert. Neuerlich ist Steinach auch Maskulierung der weiblichen Individuen durch wiederholte Implantation der Hoden, besonders der brüderlichen blutverwandten in die zuvor kastrierte Schwester gelungen: die Skelettgröße, die Behaarung, die Sexualmerkmale und das ganze Aussehen gleichen in diesem Falle dem des ausgewachsenen normalen Männchens. Die maskulierten Weibchen erhalten ausgeprägt männlichen Sexualtrieb.

Bekanntlich bilden die Geweihe bei den Hirschen ein sehr auffallendes sekundäres Geschlechtsmerkmal, da sie in der Regel nur bei männlichen Individuen auftreten. Der Einfluß der normalen Funktion und der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen auf die Geweihe unterliegt nach den schönen Beobachtungen von Rörig keinem Zweifel. Es wurde schon mehrfach beobachtet, daß zuweilen auch bei Weibchen die Geweihe einseitig oder beiderseits erscheinen, und daß in diesen Fällen gewöhnlich eine Erkrankung der Reproduktionsorgane bei weiblichen Cerviden diese Erscheinung auslöst, indem bei einseitiger Erkrankung gewöhnlich einstangige Geweihe, bei beiderseitiger ein vollständiges Geweih auftritt. Hirsche mit hermaphroditischen Genitalien sollen stets Geweihe erzeugen.

Auch an menschlichen Kastraten gewonnene Beobachtungen zeigen, daß der Einfluß der normal funktionierenden Gonaden eine unerläßliche Bedingung für die vollständige Ausgestaltung der das geschlechtlich typisch entwickelte Individuum kennzeichnenden Organe bildet.

Es wird auf Grund dieser Forschungsergebnisse angenommen, daß die Bedeutung der Geschlechtsdrüse für die normale Differenzierung der sekundären Geschlechtsmerkmale bei höheren Tieren etwas größer ist als bei niederen. Ich würde aber dennoch diesen Unterschied nicht als etwas Wesentliches betrachten, da sowohl bei niederen wie bei höheren Tieren die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere von gewissen chemischen, in Körpergeweben entstandenen bzw. in ihnen als Hormone produzierten Substanzen abhängen muß. Nun scheint die Lokalisation dieser Produktion bei höheren Tieren nach der Ausbildung ihrer Geschlechtsdrüsen mehr an die Gonaden gebunden zu sein, während vielleicht bei niederen Tieren die Spezifikation der Gewebe nicht so gründlich durchgeführt ist, so daß andere Gewebe in Abwesenheit der Gonaden deren Funktion ersetzen können. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß auch bei höheren Tieren eine gewissermaßen falsche Korrelation zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren vorkommen kann, und es wurde bereits mehrmals als Mißbildungserscheinung beobachtet, daß sich in Gegenwart einer weiblichen Gonade auch gewisse männliche Geschlechtscharaktere entwickelten.

1. Der Eierstock und die Brunst- bzw. Menstruationserschei-

nungen. Im innigsten Zusammenhange mit den sekundären Geschlechtscharakteren stehen auch die Brunst- und Menstruationserscheinungen bei höheren Tieren. Sie äußern sich durch periodische Veränderungen der Uterusschleimhaut, welche oft von bestimmter Geschlechtserregung begleitet werden. Auch die Tätigkeit der primären Geschlechtsfunktion, das ist der Produktion von Eiern, ist in diesen Perioden oft reichlicher, obschon damit nicht gesagt ist, daß sie außerhalb dieser Termine nicht stattfinden kann. Bei den Primaten treten diese Erscheinungen am deutlichsten hervor, da auch noch Blutungen aus den Geschlechtswegen als Begleiterscheinungen hinzutreten, welche man als ein physiologisches sekundäres Geschlechtsmerkmal auffassen muß, und die zweifellos mit dem Eierstock im innigsten Zusammenhang stehen. Davon überzeugt uns die tägliche klinische Erfahrung, daß nach der Eierstockexstirpation die Menstruation aufhört, sowie auch der Umstand, daß das Klimakterium auch durch Veränderungen in den Ovarien hervorgerufen wird.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob die Menstruation durch die geschlechtliche Funktion des weiblichen Geschlechts, d. i. durch die Eierproduktion, bedingt wird, oder ob sie davon unabhängig ist. Die Tatsache, daß die Menstruation bei Affen und Menschen erst in jener Lebensperiode auftritt, in welcher das Ovarium zur physiologischen Funktion heranreift, könnte für die Abhängigkeit der Menstruation von der Geschlechtsfunktion sprechen.

Pflüger führte diesen Zusammenhang der Ovulation und Menstruation auf die Vermittlung des Nervensystems zurück. Wir wissen aus der Histologie, daß die Eier im Ovarium sich in den sog. Graafschen Follikeln entwickeln. Damit die Geschlechtselemente nach außen gelangen können, müssen die betreffenden Follikel, in denen sich eine entsprechende Menge von Flüssigkeit (Liquor folliculi) ansammelt, bersten. Da nun die Wände der Graafschen Follikel gut innerviert sind, und bei der Anschwellung des Follikels der innere Druck desselben wächst und der hierdurch bewirkte und sich allmählich steigernde Reiz sich zum Rückenmark fortpflanzt, so wird hierdurch eine Blutkongestion im Genitalapparat hervorgerufen, die den Menstruationserscheinungen zugrunde liegt. Die Ergebnisse der Experimente mit künstlicher Blutdruckerhöhung in den Ovarien der Hündinnen (Straßmann) durch lokale Einspritzungen von physiologischer Kochsalzlösung schienen diese Hypothese zu bestätigen, da dieser Eingriff bei den Versuchstieren Brunsterscheinungen veranlaßte.

Man darf jedoch den Unterschied zwischen den Brunsterscheinungen und dem, was bei den Primaten als Menstruation bezeichnet wird, nicht aus dem Auge lassen, und es haben in der Tat weitere Forschungen die Unzulänglichkeit der Pflügerschen Hypothese bewiesen, so daß wir infolgedessen auch den Experimenten Straßmanns eine andere Deutung geben müssen. Befunde an Leichen plötzlich während der Menstruation gestorbener Frauen, Untersuchungen der Ovarien und Gebärmutterschleimhäute während operativer Eingriffe ergaben (Leopold und Mironoff), daß die Ovulation und Menstruation miteinander oft zeitlich nicht koinzidieren. Schon diese Tatsache spricht gegen die Anschauungen Pflügers.

Ganz unzweideutig waren jedoch die an Pavianen von Halban gewonnenen Versuchsresultate: Tieren, bei denen nach Exstirpation der Eierstöcke die Menstruationserscheinungen aufgehört hatten, wurden wieder Ovarien subkutan, unter die Muskulatur, oder subperitoneal implantiert; nach erfolgter Einverleibung derselben an fremden Stellen traten wieder Menstruationen auf und verschwanden wiederum bald, als die Ovarien nach mehreren Monaten noch einmal entfernt wurden.

Es kann bei der Betrachtung dieser Versuchsserie unserer Aufmerksamkeit nicht entgehen, daß die implantierten Eierstöcke, trotzdem sie aus allen ihren Nervenverbindungen bei der Operation gelöst werden mußten, sich hier als wirksam erweisen. Hiermit wird die Pflügersche Hypothese hinfällig; es unterliegt vielmehr keinem Zweifel, daß die Vermittlung der normalen Nervenverbindung bei der Anregung, welche der Eierstock zur Menstruation gibt, absolut keine Rolle spielt. Wir werden zu der Annahme gedrängt, daß ein vom Ovarium ausgeschiedener chemischer Stoff ins Blut gelangt und den Organismus bzw. hier die Schleimhaut des Uterus beeinflußt. Unentschieden bleibt jetzt noch die Frage, ob er direkt auf die Schleimhaut einwirkt oder ins Blut gelangt und durch dieses das Nervensystem beeinflußt, welches wieder auf die Schleimhaut einwirkt.

Wir sehen also, daß die Menstruationsprozesse, ebenso wie verschiedene morphologische sekundäre Geschlechtscharaktere durch die Hormonenproduktion bewirkt werden. Es drängt sich weiter die Frage auf, welche Bestandteile des Eierstockes für die Produktion dieser Hormone am wichtigsten sind. In der neueren Literatur finden wir Angaben, welche für die Bedeutung des sog. Corpus luteum des Eierstockes sprechen (Fränkel). Dieses Corpus luteum ist ein Gebilde, welches an Stelle des gesprengten Follikels entsteht. Man wollte in ihm ein Drüsengewebe sehen, welches die Substanzen produziert, die den Menstruationsprozeß auslösen können. Im Lichte der neuesten Forschungen jedoch kann diese Rolle[1]) dem Corpus luteum nicht zugeschrieben werden. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß die im Eierstock enthaltene sog. interstitielle Drüse die zur Auslösung der Menstruationsprozesse nötigen Hormone produziert. Wir hätten hier eine weitere Analogie zu dem, was bei der Bildung anderer sekundärer Merkmale bekannt ist; dort scheint ebenfalls die interstitielle Drüse der Gonaden die wichtigste Rolle zu spielen (Bouin und Ancel).

2. Der Einfluß der Gonaden auf den allgemeinen Stoffwechsel des Organismus. Die innere Sekretion der Gonaden, welche, wie wir oben gesehen haben, auf die morphologischen und physiologischen sekundären Geschlechtscharaktere einwirken kann, beeinflußt auch den ganzen tierischen Organismus, wie sich das aus Untersuchungen über den Stoffwechsel bei Kastraten ergibt. So nimmt bei Frauen nach dem Klimakterium gewöhnlich die

1) Die schönen Arbeiten von Leo Loeb erbringen Beweise, daß das Corpus luteum des Eierstockes Substanzen produziert, welche die Schleimhaut des Uterus zu denjenigen Transformationen vorbereitet, die während der Schwangerschaft stattfinden (Bildung der Deciduen).

Fettleibigkeit zu, bei männlichen Kastraten tritt ebenfalls entweder auffallendes Fettwerden oder in anderen Fällen ungewöhnliche Magerkeit ein, wobei ethnologische Eigentümlichkeiten eine Rolle spielen sollen. Durch systematische, an Hunden durchgeführte Untersuchungen (Loevy und Richter) wurde der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureproduktion bestimmt und dabei eine Verminderung des Stoffwechsels nach der Kastration festgestellt, und zwar bei männlichen Individuen um ca. 14 Prozent des ursprünglichen Wertes. Daß diese Abnahme wirklich durch Kastration veranlaßt wurde, geht aus ergänzenden Versuchen hervor, in denen nach Verabreichung von Hoden- oder Ovariensubstanz per os oder subkutan an Kastraten der Stoffwechsel wieder erhöht wurde.

Auch die durch Sacculina bei dem Krebse *Inachus mauritanicus* hervorgerufene parasitische Kastration soll die Stoffwechselaktion benachteiligen (Smith).

3. Der Entwicklungsgrad, Organisationszustand und Geschlechtstätigkeit. Polymorphismus der Weibchen, Periodizität im Sexualleben. Nach Erledigung des Problems, ob die Gonaden den Organismus morphogenetisch und physiologisch beeinflussen können, wollen wir an die Frage herantreten, in welcher Weise die Geschlechtstätigkeit des Organismus von inneren und äußeren Bedingungen abhängt, in denen sich der Organismus befindet. Es ist allgemein bekannt, daß die Lebensfunktionen in ihren mannigfaltigen Erscheinungen zyklischen Charakter tragen, daß sie nur in gewissen Lebensperioden auftreten und daß auch in den Phasen ihres Auftretens ihre Intensität wechselt. Das gilt auch besonders für die Geschlechtstätigkeit. Die Periodizität äußert sich schon darin, daß die Geschlechtstätigkeit des Organismus während des ganzen Lebens nicht gleichmäßig ausgeübt wird, sondern in jeder Generation eine Zeitlang dauert und sodann erlischt, ferner daß sie bei sehr vielen Tierformen in der Phase der sexuellen Reife periodisch auftritt, um nach einiger Zeit nachzulassen und dann wieder einzusetzen.

Solange das junge Tier seine Geschlechtstätigkeit nicht ausübt, nennen wir es geschlechtlich unreif. In der Entwicklung einzelner Systeme des Organismus ist ein gewisser Rhythmus unverkennbar, so daß diese Systeme in ihrer Bildung und Differenzierung ungefähr gleichen Schritt halten. Die Geschlechtstätigkeit beginnt in der Regel in den meisten Organismen erst in einem späteren Entwicklungsstadium, in dem wir den Organismus somatisch, als ein schon ausgebildetes Wesen bezeichnen können, also erst dann, wenn der Genitalapparat und der ganze Organismus sich entsprechend entwickelt haben.

Progenese und Neotenie.

Das korrelative Verhältnis, welches zwischen der Entwicklung und Differenzierung des Geschlechtsapparates einerseits und der übrigen Organsysteme anderseits bei den meisten Tierformen besteht, ist bei gewissen Tieren alteriert, so daß die Geschlechtsreife schon eintreten kann, wenn die übrige Organisation noch im embryonalen Zustande verharrt. Diese Erscheinung wird als Progenese bzw. als Neotenie (Frühreife) bezeichnet. Diese beiden Er-

scheinungen unterscheiden sich nur quantitativ voneinander und diesen Unterschied hat Giard am besten präzisiert. Progenetisch bezeichnen wir das Tier, bei welchem die Entwicklung der ganzen Organisation schon frühzeitig sistiert und nur die Geschlechtsdrüse ihre Reife erlangt, so daß das Tier sonst larvalen bzw. embryonalen Charakter zur Schau trägt. Die Erscheinung der Progenese besteht demnach in zu früh eintretender Reife der Gonaden. Bei der Neotenie dagegen beschränkt sich die Hemmung der Differenzierung nur auf einzelne Organe, während die Geschlechtsdrüse und die übrige Körperorganisation ihre volle Entwicklung erreichen. Es ist mithin der Unterschied zwischen der Neotenie und der Progenese mehr ein quantitativer, und es werden in der biologischen Literatur diese Begriffe gewöhnlich fast in gleichem Sinne gebraucht. In der Hemmung der Organisationsentwicklung beobachtet man in der Natur verschiedene Stufen. Es kann der ganze Körper auf einer niedrigeren Entwicklungs- und Differenzierungsstufe stehen bleiben, während der Geschlechtsapparat schon reif geworden ist, oder der Fortschritt in der Entwicklung einzelner Organe ungleichmäßig verlaufen, so daß sich nur die Genitalien besonders stark entwickeln, oder es werden in wieder anderen Fällen nur wenige Organe in der Zeit der Geschlechtsreife in ihrer Entwicklung gehemmt.

Einige Beispiele mögen das Wesen der ganzen Erscheinung illustrieren. Besonders lehrreich gestaltet sich in dieser Hinsicht das Studium der Salamandriden unter den Amphibien. Die aus der Eihülle ausschlüpfenden Embryonen, die man als Larven bezeichnet, erinnern in diesem Stadium durch den seitlich komprimierten Ruderschwanz, äußere Kiemen und vier Kiemenspalten, sowie durch ihr Leben in wässerigem Medium an die Fischform und erst später tritt die Metamorphose ein, indem die äußeren Kiemenbüschel schwinden und zunächst innere Kiemen entstehen, welche von einer Hautfalte (Kiemendeckel) mit den zur Kommunikation mit der äußeren Welt dienenden Öffnungen (Spiracula) überwachsen werden, hierauf sich erst die Lungen entwickeln, welche die Atmungsfunktion übernehmen, und zum Schluß die Kiemen, wie auch andere larvale Organe eine Resorption erfahren, wobei sich gleichzeitig auch die Extremitäten bilden. Bei der Art *Amblystoma tigrinum* (Fig. 10A) findet man eine ausgesprochene Neotenie: Gewöhnlich verbleibt das Tier seiner Organisation nach auf dem larvalen Entwicklungsstadium, die Kiemen werden z. B. dauernd beibehalten, und in diesem Zustande, in dem man das Tier *Siredon pisciformis* oder Axolotl (Fig. 10B) nennt, tritt die Geschlechtsreife ein. Die Larven können sich geschlechtlich durch mehrere Generationen fortpflanzen. Daß wir es hier wirklich mit Neotenie und nicht mit einer spezifischen Körperform zu tun haben, beweisen Versuche, in denen es gelungen ist, die Metamorphose beim Axolotl künstlich hervorzurufen. Das Tier nahm sodann eine Form an, die mit derjenigen der Salamandride *Amblystoma* vollkommen übereinstimmt.

Auch als Mißbildungen begegnet man in der Natur Individuen aus der Klasse der Amphibien, bei denen die Neotenie bzw. Progenese festgestellt wer-

den kann. Bei *Triton alpestris* wurde z. B. eine solche geschlechtliche Frühreife beobachtet. Aber bedeutend wichtiger sind experimentell hervorgerufene Fälle der Frühreife. Ihre wissenschaftliche Bedeutung besteht darin, daß die die Erscheinung veranlassenden kausalen Momente der Analyse zugänglich sind. Nicht ohne Grund wurde früher angenommen, daß die Erscheinung der geschlechtlichen Frühreife sekundär entstanden ist, aus Mangel an bestimmten Entwicklungsmitteln für die Vervollständigung der somatischen Organisation, an Mitteln, welche zum Fortschritt der Differenzierung des Geschlechtsapparates nicht unentbehrlich waren.

Fig. 10. *A* Amblystoma, *B* Larve desselben Tieres, welche Geschlechtsreife im larvalen Stadium erreicht und als Axolotl bezeichnet wird. Nach BRÄHM.

P. Kammerer gelang es, die Erscheinung der geschlechtlichen Frühreife an *Alytes obstetricans* (Fig. 11 A) durch künstliche Verlängerung des Larvenlebens, und zwar mit Hilfe von Dunkelheit, niedriger Temperatur (10 — 12°), Luftreichtum, großer Wassermenge und Ruhe des Wassers und — nach vorausgegangener streng regelmäßiger, aber knapper Ernährung — intensiver Nahrungszufuhr vor dem Termin der Metamorphose experimentell hervorzurufen. Bei Anwendung dieser Bedingungen gewinnt man Riesenlarven (Fig. 11 B u. C), welche mehrere Jahre im Wasser leben, ohne sich zur Metamorphose anzuschicken. In vielen Fällen erreicht man trotz Anwendung aller hier aufgezählten Mittel die Geschlechtsreife der ausgewachsenen Larven nicht. Solche Riesenlarven, die dennoch nicht geschlechtsreif geworden sind, werden als partiell neotenische (Kammerer) bezeichnet. Die Kombination aller dieser äußeren Faktoren ermöglicht aber die Hervorrufung der sog. totalen Neotenie, bei welcher in den Riesenlarven die Gonaden reifen, trotzdem die Metamorphose nicht eingetreten ist. Wir haben also gesehen, daß das Wesen der Neotenie auf veränderter Korrelation im Laufe des Entwicklungsfortschrittes des Genitalapparates und anderer Systeme beruht.

Am häufigsten findet man in der Natur Fälle von veränderter Korrelation, wo gewisse Organisationssysteme noch im embryonalen Zustande verharren, während die Geschlechtsorgane schon zur Reife gelangen. Aus der teratologi-

schen und kasuistischen Literatur sind z. B. Fälle bekannt, in welchen die embryonale Behaarung (Lanugo) beim Menschen auch im postembryonalen Leben verbleibt und trotz des embryonalen Charakters dieses Merkmals die Geschlechtsreife auftritt. Solche Fälle sind aber kaum als Neotenie zu bezeichnen, da die Sistierung der Entwicklung sich nur in sehr beschränktem Bereiche äußert.

Dissogonie.

Zu der Kategorie der Erscheinungen, bei denen die Geschlechtsreife nicht in gewöhnlichem korrelativem Verhältnisse zu der Differenzierung des somatischen Organismusteiles steht, muß auch die von Chun als Dissogonie beschriebene Erscheinung gerechnet werden. Der genannte Forscher stellte Beobachtungen an der Rippenqualle *Bolina Hydatina* an und fand, daß bei diesem Tiere die Geschlechtsreife zweimal im Leben stattfindet: zum ersten Male im larvalen Leben, wenn die Larve ungefähr ½ mm groß ist, zum zweiten Male im ausgewachsenen Organismus. Nachdem in der ersten Periode, die als Frühreife aufgefaßt werden muß, die Larve die Eier abgelegt hat, aus denen sich ganz normale Tiere entwickeln können, erfolgt die Degeneration ihrer Gonaden, so daß jetzt eine Unterbrechung in der Geschlechtsfunktion eintritt, und die Neubildung der Geschlechtsdrüse dann wieder beim ausgewachsenen Tiere erfolgt. Das charakteristische Moment für die Dissogonie ist eben die Trennung der Geschlechtstätigkeit in zwei Perioden, deren eine im larvalen Stadium stattfindet.

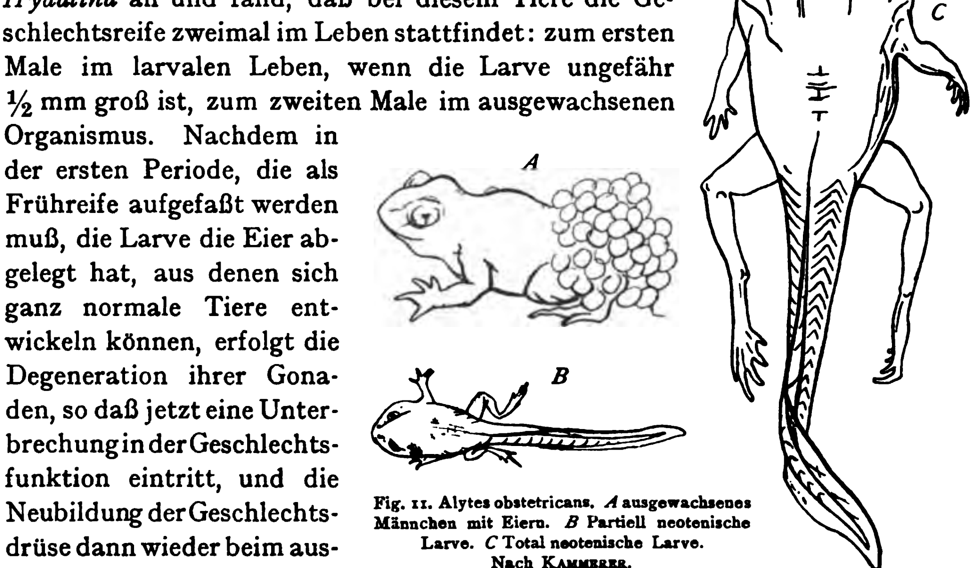


Fig. 11. Alytes obstetricans. *A* ausgewachsenes Männchen mit Eiern. *B* Partiell neotenische Larve. *C* Total neotenische Larve. Nach Kammerer.

Eine Erklärung dieser als Dissogonie bezeichneten Erscheinung ist nicht leicht; Chun spricht die Vermutung aus, daß die Frühreife im larvalen Leben durch die höhere Temperatur der oberen Meerwasserschichten, in denen die Larven sich entwickeln, hervorgerufen wird.

Wir haben im Obigen mehrere Beispiele kennen gelernt, welche beweisen, daß die Geschlechtstätigkeit durch die Differenzierung der Gonade bedingt ist, welche gewöhnlich mit einem gewissen Grade der somatischen Organisation zusammenhängt.

Polymorphismus der Weibchen.

Zu der in Rede stehenden Kategorie der Erscheinungen sind auch die Phänomene des Polymorphismus bei erwachsenen, sich geschlechtlich vermehrenden Individuen zu zählen. Man findet sie am häufigsten bei denjenigen Tieren, welche gesellschaftlich leben und sog. Tierstaaten bilden. Am auffallendsten ist der Polymorphismus bei den Weibchen.

Wir werden diese Erscheinung an der Hand von Beispielen näher kennen lernen. Es ist bekannt, daß die Tierassoziationen in verschiedenen Formen in der Natur auftreten. Sie können als sog. indifferente Gesellschaften vorkommen, in welchen die Teilnehmer ihre vollständige Unabhängigkeit bewahren und zur Assoziation nur dann greifen, wenn hierzu eine Nötigung vorliegt, z. B. die Wanderungen der Lemminge, Ratten, Schwalben, Wanderfische usw. Ist der Zweck dieses Zusammenschlusses erreicht, lösen sich solche Verbände sofort auf. Auch bei reziproken Gesellschaften wird die Assoziation nicht auf die Dauer gegründet, es macht sich aber das Bestreben bemerkbar, die körperlichen und geistigen Kräfte der Teilnehmer zum Wohl der Gesamtheit zu verwenden (Wanderungen der Kraniche, Meuten der Wölfe, gemeinsame Nester der Siedelsperlinge [*Philaeterus socius*], Kolonien der Biber usw.). Aber für uns sind von besonderer Wichtigkeit die dauernden Gesellschaften, in denen die Vereinigung der Tiere eine bleibende ist und die Gesellschaft eine Art sozialen Organismus bildet, der sich besonders durch strenge Arbeitsteilung auszeichnet. Die einzelnen Individuen beteiligen sich an der Ernährung, Bewachung und Verteidigung der Gesamtheit, sie sorgen für die Fortpflanzung der Individuen und die Brutpflege. In einer solchen Assoziation wird stets für Ersatz an Stelle sterbender oder verunglückter Individuen gesorgt. Die strenge Arbeitsteilung, bei welcher sich Geschicklichkeiten und Anlagen entwickeln, die der ganzen Gesellschaft in ihrem Kampfe ums Dasein zum Wohl gereichen, bildete wahrscheinlich den Grund für die Anpassung der körperlichen Organisation in den verschiedenen Kategorien dieser Assoziation der Individuen. Und gerade in diesen dauernden Gesellschaften finden wir Erscheinungen des Polymorphismus und können sie als Ausdruck der von den betreffenden Individuen übernommenen Funktion ansehen. Wir beginnen mit den einfachsten Fällen dieses Polymorphismus.

Polymorphismus bei Bienen.

Im Bienenstocke unterscheidet man im Augenblicke des Schwärmens, wenn das Bienenvolk sich zum Verlassen des Mutterstocks anschickt, um eine neue Kolonie zu gründen, drei Kategorien unter den Individuen. In der Zeit vom April bis zum Juni die sog. Drohnen, d. h. Männchen, mit zusammenstoßenden Augen und kurzen Mundteilen, ohne Bürstchen, ferner die jederzeit vorhandenen weiblichen Individuen: die Königin, d. i. ein befruchtungsfähiges, geschlechtlich vollständig entwickeltes Weibchen, und die bedeutend kleineren Arbeiterinnen mit rudimentären weiblichen Sexualorganen. Wie Fig. 12 A—C zeigt, hat die Arbeiterin einen kürzeren Hinterleib als die Königin, die Innenfläche des Tarsus ist mit regelmäßigen Borstenreihen (Bürstchen) besetzt, die Königin dagegen hat keine Bürstchen. Der Unterschied beschränkt sich also nicht allein auf die Ausgestaltung des Genitalapparates, sondern kommt auch in den äußeren Merkmalen zum Ausdruck. Die zur Lösung der Genese dieser in einem Bienenstocke geborenen Individuen und zur Aufklärung des Zusammenhanges zwischen den polymorphen Weibchenindividuen durchgeführten Untersuchungen ergaben, daß die männlichen Individuen, also Drohnen, aus unbefruchteten, jungfräulich, oder wie wir es in der Biologie nennen, parthenogenetisch sich entwickelnden, die weib-

lichen dagegen, und zwar sowohl die Königin, als auch die Arbeiterinnen aus befruchteten Eiern entstehen. Ob aus einem befruchteten Ei das größere mit vollentwickeltem Geschlechtsapparat ausgerüstete Weibchen, d. i. die Königin sich entwickelt, oder ob das Ei ein Individuum liefert, das wir als Arbeiterin bezeichnet haben, das hängt von den äußeren Verhältnissen ab, unter denen die Entwicklung verläuft, und zwar hauptsächlich von der Fütterung der Larven durch die Arbeiterinnen und vielleicht auch von der Art der Wachszelle und ihren Raumverhältnissen. — Daß die Ausbildung eines geschlechtlich vollständig entwickelten Weibchens von den äußeren Faktoren der Entwicklung abhängt, und nicht durch besondere Anlagen im Ei prädeterminiert ist, kann man daraus schließen, daß im Bedarfsfalle Ersatzköniginnen aus gewöhnlichen Eiern gezüchtet werden können. Wenn nämlich die Königin im Bienenstock ver-

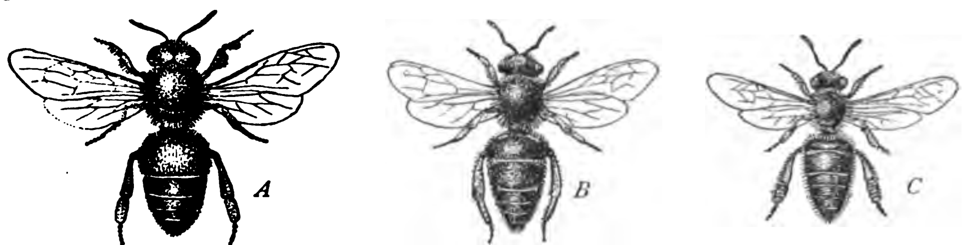


Fig. 12. Haupttypen der Bienenindividuen. *A* männliches Individuum, Drohne. *B* weibliches, geschlechtlich entwickeltes Individuum, Königin. *C* Arbeiterin (weibliches, geschlechtlich nicht entwickeltes Individuum).

unglückt oder stirbt, so suchen die Arbeiterinnen eine Arbeiterinzelle mit einer ganz jungen Larve auf, erweitern den Raum durch Aufreißen benachbarter Zellen, so daß die Larve reichlichere und bessere Fütterung bekommt und sich unter diesen günstigeren Bedingungen zu einem Individuum mit vollständig ausgebildetem Genitalapparat entwickelt.

Der Weibchenpolymorphismus ist also bei den Bienen als Folge der während der Ontogenese herrschenden Bedingungen aufzufassen und ist wohl eine Anpassungsform an die Funktionsverhältnisse in solchen Tiergesellschaften mit durchgeführter Arbeitsteilung.

Polymorphismus der Weibchen bei Ameisen.

Mehr kompliziert erscheinen die Verhältnisse in den Ameisen- und Termitengesellschaften. Bei den Ameisen unterscheidet man unter den typischen Formen ebenfalls Männchen und zwei Typen von Weibchen: geschlechtsreife Weibchen und Arbeiterinnen mit rückgebildetem Genitalapparat. Hier ist aber zu bemerken, daß der Genitalapparat im Vergleich mit dem des geflügelten Weibchens zwar schwächer entwickelt, jedoch nicht degeneriert ist, ja daß die meisten Arbeiter sogar fähig sind, Eier zu legen. In dieser Hinsicht ist das Verhalten bei den einzelnen Arten recht verschieden. Die Männchen (Fig. 13 A) und die fertilen Weibchen (Fig. 13 B) zeichnen sich durch den Besitz der allerdings hinfälligen Flügel aus, die Arbeiterinnen bzw. Soldaten (Fig. 13 C) dagegen sind flügellos. Augenfälligere Unterschiede zwischen diesen Formen bilden der bei dem Geschlechtsweibchen stärkere Mittelleib, der größere und stärker gewölbte Hinterleib, der bei den Arbeiterinnen merklich kleiner und flacher ist, sowie auch die je nach der Rasse recht erheblich schwan-

kenden Verhältnisse der Körpergröße. Außer diesen typischen Weibchenformen kommen aber oft noch atypische vor, bzw. polymorphe (vgl. Fig. 13, D—F), und zwar sowohl unter den geflügelten, also geschlechtlich entwickelten Weibchen, als auch bei den Arbeiterinnen. Bei den geflügelten Formen findet man z. B. die sog. Mikrogynen, durch ihre geringe Größe auffallenden Zwergweibchen mit stärkerer Behaarung, verdickten Beinen usw.; man nennt

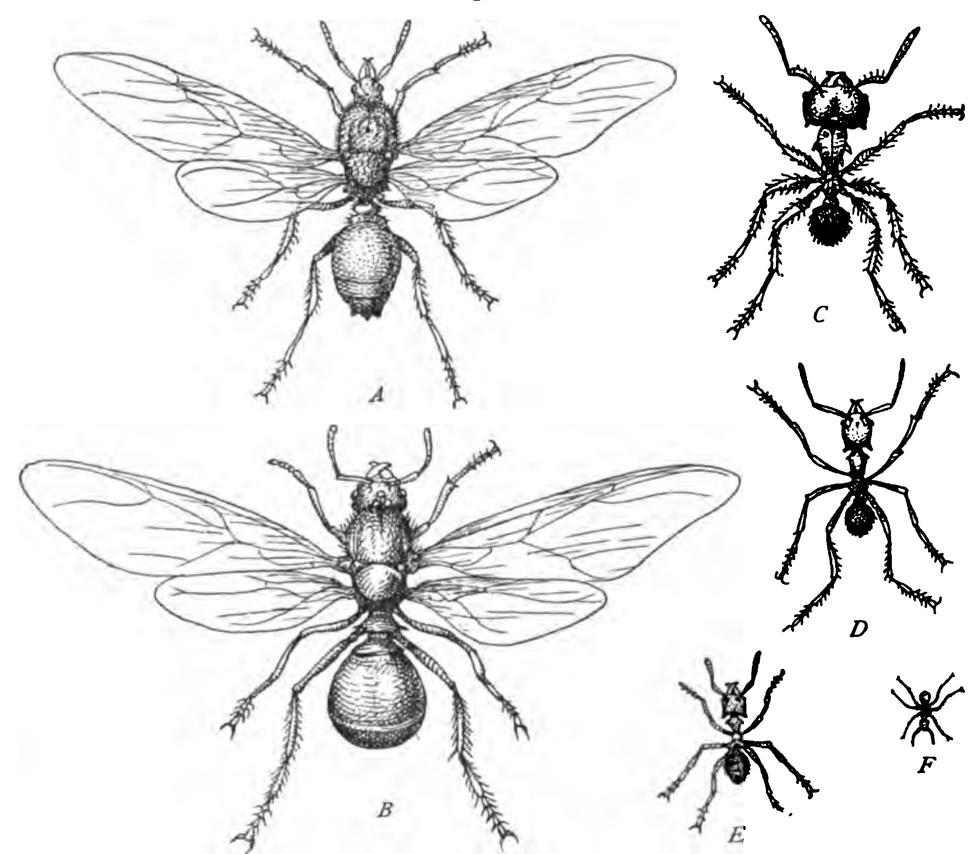


Fig. 13. Polymorphismus der Ameisen (Atta cephalotes). *A* geflügeltes Männchen. *B* geflügeltes geschlechtstätiges Weibchen. *C* Soldat. *D, E, F* polymorphe Arbeiterinnen, d. h. Weibchen mit rückgebildeten Geschlechtsorganen von verschiedener Körpergröße. Nach SHARP. Aus HENNEGUY.

diese Form β-Weibchen. Auch unter den Arbeiterinnen fehlt es nicht an polymorphischen Formen, die sich in Größe und Organisation voneinander unterscheiden, je nach der Art in größerer oder geringerer Anzahl auftreten und die als Übergangsform zwischen den geschlechtlich differenzierten Weibchen und den Arbeiterinnen aufzufassen sind. Offenbar hat sich die Arbeiterkaste aus den geschlechtlich differenzierten Weibchen entwickelt und wir können in diesen Formen des inkompletten Polymorphismus noch heute den Weg verfolgen, welchen vermutlich die Spezialisierung gegangen ist.

Auch die Individuen der sog. Soldatenkaste (Fig. 13C) sind nichts anderes als eine Form der Arbeiterinnen, die sich durch auffallende Größe des ganzen Körpers, besonders aber des Kopfes, und durch große sichelförmige Mandibeln

charakterisiert. Endlich gibt es unter den Ameisen noch die Formen des temporären Polymorphismus, die sich aus gewöhnlichen Arbeiterinnen entwickeln können, wie z. B. die Honigträger (Fig. 14), die erst als Imagines die charakteristischen Merkmale gewinnen, indem sich ihr Kropf mit großen Mengen Honig anfüllt.

Die Untersuchung der Lebensfunktionen in den Ameisennestern haben ergeben, daß der Polymorphismus sich bei den Arbeiterinnen sicher als Ausdruck der Anpassung an die mannigfaltigsten Funktionen entwickelt hat, welche die verschiedenen Formen in diesem gesellschaftlichen Leben erfüllen.[1])

Fragen wir jetzt nach der Genese des Polymorphismus bei den Ameisen. Was die Entstehung von Weibchen und Männchen betrifft, liegen hier nach einigen Autoren ähnliche Verhältnisse wie bei den Bienen vor, d. h. sie ist bedingt durch den Umstand, ob die Eier befruchtet worden sind oder sich parthenogenetisch entwickelt haben. Andere Autoren dagegen führen die Geschlechtsdetermination bei den Ameisen auf äußere Entwicklungsbedingungen zurück.

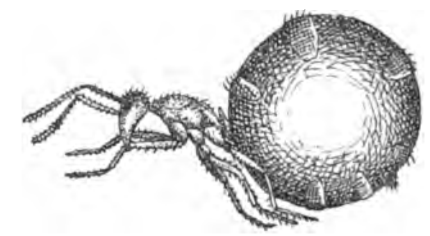


Fig. 14. Honigträger von Myrmycocystus melliger vel hortus devium. Nach Mc. Cook. Aus Escherich.

Eine ähnliche Meinungsverschiedenheit herrscht auch in der Entscheidung des Problems, wie man sich die Genese des weiblichen Polymorphismus zu denken hat. Nach einer Ansicht ist die Form des entwickelten Weibchens schon durch besondere Anlagen im Ei (also blastogen) differenziert, nach einer anderen dagegen wird diese Erscheinung durch sekundäre Faktoren, wie Nahrungsverhältnisse, während der Entwicklung (also trophogen) bewirkt. Wir haben also Hypothesen über sog. „blastogenen" und „trophogenen" Polymorphismus. Als Argument für die blastogene Erklärung der verschiedenen Formen der Weibchen wird von den Autoren das Vorkommen des inkompletten Polymorphismus ins Feld geführt. Diese Formen, von denen man oft im Nest eine größere Anzahl von Individuen findet, können nach der Meinung vieler Autoren auf nicht entsprechend normierte Fütterungsverhältnisse kaum zurückgeführt werden. In neuerer Zeit haben sich jedoch die Autoren dafür erklärt, daß die Hypothese des trophogenen Polymorphismus mehr Wahrscheinlichkeit hat. Es zeigte sich nämlich, daß die Weibchen, welche in bestimmten Nestern Eier abgelegt haben, aus denen sich eine bestimmte atypische Form entwickelte, nach Übersiedlung in andere Verhältnisse weiter nur solche Eier legten, aus denen sich andere Weibchenformen entwickeln. Nach dieser Ansicht wäre also anzunehmen, daß Qualität und Quantität der Nahrung, eventuell auch Temperatur, Feuchtigkeitsgrad, Art der Bespeichelung usw. als formative Reize auf die sich entwickelnden Organismen wirken und die stärkere oder schwächere Ausbildung der einzelnen Teile des Organismus zur Folge haben. Mit Recht bemerkt also Escherich, daß, wenn diese Anschauung zutrifft, die

1) Vgl. in dieser Hinsicht das Kapitel über den Polymorphismus in der schönen Monographie der Ameisen von Escherich.

Bestimmung des Individuumtypus und deren Zahl von der Behandlung der Larven durch die Arbeiterinnen abhängt.

Polymorphismus bei Termiten.

Ein sehr interessantes und biologisch wichtiges Beispiel des Polymorphismus bildet der Termitenstaat, da sich hier die Mannigfaltigkeit der Formen hauptsächlich durch Stehenbleiben auf verschieden weit vorgerückten und entsprechend gerichteten Entwicklungsstadien erklären läßt. In einem Neste von *Termes bellicosus* lassen sich vor Eintritt der Regenzeit folgende Formen unterscheiden:[1]) 1. Geflügelte Individuen, 2. Das königliche Paar, 3. Arbeiter, welche die Hauptbevölkerung bilden, 4. Große und kleine Soldaten, 5. Jugendstadien. Die geflügelten Individuen sind ausgebildete Insekten im Imagostadium mit entwickelten Sexualorganen und großen Fazettenaugen. Aus diesen Formen entstehen unter günstigen Bedingungen nach Gründung eines neuen Nestes Individuen, welche man als Könige bzw. als Königinnen bezeichnet.

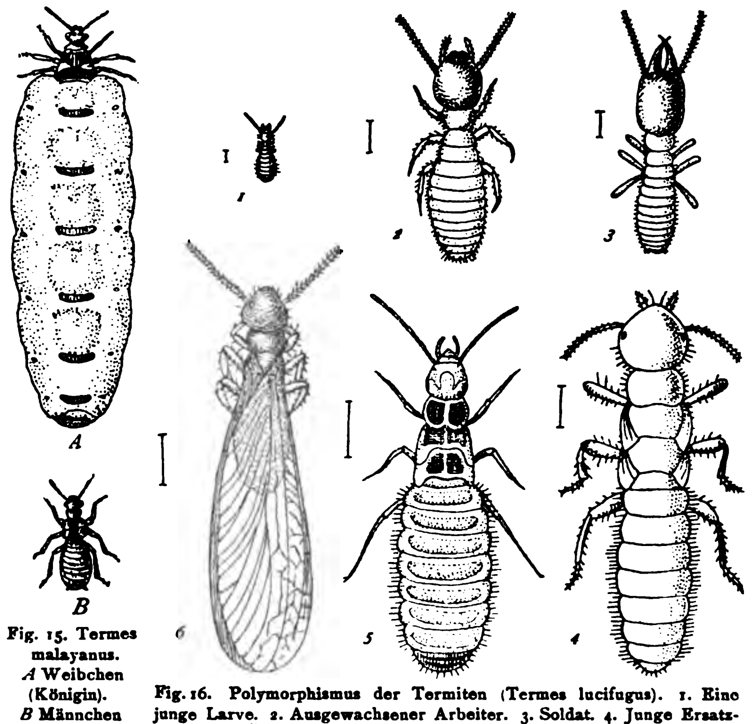


Fig. 15. Termes malayanus. *A* Weibchen (Königin). *B* Männchen (König). Nach SHARP.

Fig. 16. Polymorphismus der Termiten (Termes lucifugus). 1. Eine junge Larve. 2. Ausgewachsener Arbeiter. 3. Soldat. 4. Junge Ersatzkönigin. 5. Ältere Ersatzkönigin. 6. Vollständig entwickeltes, geflügeltes Insekt. Nach GRASSI. Aus SHARP.

Die geflügelten Männchen und Weibchen unterscheiden sich äußerlich nicht wesentlich voneinander; erst nachdem die Flügel abgeworfen worden sind und das Sexualleben beginnt, übt dieses auch auf die äußere Gestaltung der Individuen einen weitgehenden Einfluß aus. In dem flügellosen Zustande besteht die Ähnlichkeit zwischen Männchen und Weibchen nur kurze Zeit hindurch, der Leib des Weibchens nimmt immer stärker zu (Fig. 15), so daß er oft achtmal die Länge des Leibes des Königs übertrifft. Der Hinterleib erscheint auch riesig groß im Verhältnis zum übrigen Körper, besonders zum Kopf und Thorax. Die Arbeiter (Fig. 16, 2) sind in der Entwicklung gehemmte Individuen. Sie können männlich oder weiblich sein, sind flügel- und augenlos, zeichnen

1) Näheres über die Organisation des Termitenstaates vgl. K. Escherich: Die Termiten oder weißen Ameisen, Leipzig 1909. Die nachfolgende Beschreibung der Termitenorganisation gründet sich hauptsächlich auf die Angaben dieser Monographie.

sich durch weiche und weiß gefärbte Haut und vom Thorax kaum abgesetzten Hinterleib aus. Der Genitalapparat ist sehr schwach entwickelt. Die Soldaten (Fig. 16, 3) sind nur speziell differenzierte Arbeiter mit besonders großem Kopf und starken Mandibeln und können von verschiedener Größe sein. Die Jugendformen sind anfangs ganz indifferent, so daß man ihre künftige Bestimmung noch nicht erkennt.

Die hier geschilderte Differenzierung hängt hauptsächlich davon ab, in welchem Stadium die Entwicklung sistiert wird. Bei der Ausbildung der Soldaten und Arbeiter wird selbstverständlich die Differenzierung der Genitalorgane gehemmt. Der Differenzierungsfortschritt läßt sich immer nach einem der Häutung nachfolgenden Ruhestadium wahrnehmen. Im Laufe der Differenzierung, welche eigentlich als postembryonale Entwicklung aufgefaßt werden muß, macht jedes Individuum mehrere Häutungen durch, und schon nach der ersten Häutung findet man gewisse Merkmale ausgeprägt, welche das Individuum entweder zum Arbeiter bzw. Soldaten oder zum Geschlechtswesen prädisponieren. Entscheidend ist hier nämlich die Größe des Larvenkopfes. Bei den Geschlechtstieren, welche in der Entwicklung weiter vorgerückt sind, ist die Anzahl der Häutungen größer als bei Arbeitern und Soldaten.

Wie weit die Entwicklung fortschreiten soll und in welcher Richtung die Differenzierung verläuft, ist aller Wahrscheinlichkeit nach durch die Ernährungsverhältnisse bedingt. Daß für einzelne Kasten keine besonders prädeterminierten Eier nötig sind, erhellt aus der Tatsache, daß die „Ersatzgeschlechtsindividuen" aus dem Larvenmaterial, aus welchem gewöhnlich Arbeiter entstehen, gezüchtet werden: unter dem Einfluß der Nahrung findet bei diesen Larven in den Genitalorganen eine vollständige Differenzierung statt, während die äußere Gestalt und die übrige Organisation auf der früheren Entwicklungsstufe verbleibt. Der sich entwickelnde „Ersatzkönig" bzw. die Ersatzkönigin ist hier von rein neotenischem Charakter, da die äußere Körperorganisation hinter der Entwicklung des Geschlechtsapparates zurückbleibt.

Bei der Betrachtung der Faktoren, welche bei der Entwicklung der Geschlechtstätigkeit, bzw. bei der Differenzierung der Genitalorgane eine Rolle spielen können, verdient noch ein Umstand besondere Beachtung. Grassi fand nämlich im Hinterdarmanhang älterer Larven und ausgewachsener Termiten zahlreiche Protozoen und stellte fest, daß sie nur den Ersatzgeschlechtstieren fehlen. Da wir nun wissen, daß dieser Parasitismus die Entwicklung der Genitalien hemmt, so dürfte diese auffallende Erscheinung, daß nur die Ersatzgeschlechtstiere von Parasiten frei sind, vielleicht auf die ihnen dargereichte Art der Nahrung zurückgeführt werden.

Wir haben an der Hand der oben besprochenen Beispiele gesehen, daß die Geschlechtstätigkeit von dem Entwicklungszustande des Organismus bzw. der Sexualdrüse abhängt, sie beginnt erst bei einem bestimmten Grade der Differenzierung derselben. Gewöhnlich ist auch die Dauer der Geschlechtstätigkeit begrenzt, und man bemerkt Reduktionserscheinungen an einzelnen Organen oft

lange noch vor dem Tode des Organismus. Solche Altersveränderungen sind besonders in den Geschlechtsdrüsen höherer Tiere nachweisbar.

Die Periodizität in der Geschlechtsfunktion. Aber auch während der Lebensperiode der geschlechtlichen Reife und sexuellen Fähigkeit äußert sich die Geschlechtstätigkeit nicht dauernd mit gleichmäßiger Intensität, sondern es lassen sich Perioden reger Geschlechtsfunktion nachweisen, auf die sodann Ruheperioden folgen, in welchen gewöhnlich die Reproduktionstätigkeit für eine Zeitlang aufhört. Diese fast in allen Tierformen nachweisbare Periodizität zeigt einen gewissen Rhythmus. Recht verschiedenartig sind die diesen Rhythmus bestimmenden regulativen Faktoren: die größte Bedeutung kommt allerdings klimatischen Verhältnissen zu, aber auch die Ernährungsbedingungen und überhaupt die äußeren Faktoren des Lebens müssen die Periodizität in der Geschlechtstätigkeit stark beeinflussen. Die seit einer längeren Reihe von Jahren zuerst von der berühmten, so hoch verdienten zoologischen Station in Neapel, sodann auch von anderen wissenschaftlichen Instituten gründlich und systematisch geführten Untersuchungen über die Geschlechtsreife mancher in verschiedenen Golfen lebenden Seetiere belehren uns, daß die lokalen klimatischen Verhältnisse von prinzipieller Bedeutung für die Geschlechtsperiodizität sein müssen. Ein und dasselbe Tier, welches z. B. in Neapel das ganze Jahr hindurch geschlechtstätig ist, beschränkt seine sexuelle Tätigkeit im Triester Golf auf eine nur verhältnismäßig kurze Zeit.

So dauert die Geschlechtsaktion der Comatulide *Antedon rosacea* im Neapler Golf das ganze Jahr hindurch, wenigstens findet man in einer gewissen Anzahl von den gefischten Exemplaren stets einige mit gefüllten Pinnulen, die sich an den Armen dieses Tieres finden; bei Triest hingegen beginnt die Maturitätsperiode erst im Juni und dauert nur einige Monate.

Daß die Ernährungsverhältnisse des Organismus die Geschlechtsdrüsen beeinflussen können, haben wir bereits oben gesehen. Es ist ferner bekannt, daß in der Gefangenschaft unter veränderten Verhältnissen lebende Tiere oft auch ihren Reproduktionstypus ändern. Leider fehlt es in der zoologischen Literatur an systematisch in dieser Richtung durchgeführten Studien, wie sie z. B. in der Botanik, sowohl in experimenteller, wie auch in systematischer Richtung, vorliegen. Die Wirkung der Lebensfaktoren muß bei verschiedenen Arten zu verschiedenen Ergebnissen führen. Ohne Zweifel haben sich unter dem Einfluß lange einwirkender klimatischer, trophischer und anderer Faktoren die inneren Verhältnisse in der Organisation der einzelnen Tierarten so gestaltet, daß diese Periodizität später gewissermaßen fixiert erscheint und wir dieselbe als eine der betreffenden Spezies bzw. Rasse zukommende Eigenschaft betrachten können. Die Periodizität der Geschlechtserscheinungen bei niederen Tieren ist in der Regel für die männlichen und weiblichen Individuen die gleiche, ein für die Befruchtungsverhältnisse selbstverständlich wichtiger Umstand. Wir können hier in bezug auf die sexuellen Reifeperioden unmöglich alle Tierklassen einzeln besprechen und verweisen auf die von den zoologischen Stationen veröffentlichten Verzeichnisse.

Wir wollen uns aber ein wenig bei den Geschlechtsverhältnissen der

höheren Tiere, besonders der Säuger, aufhalten. Gründlichere Forschungen über diesen Gegenstand liegen von englischen Naturforschern (Heape, Marshall) vor. Als sexuelle Saison wird bei Säugern jene Jahresperiode bezeichnet, in welcher die Fortpflanzungsorgane die intensivste Tätigkeit entwickeln. Das entspricht ungefähr dem Terminus „Brunstzeit", welcher sich in der Physiologie der Zeugung vielleicht mehr eingebürgert hat. In dieser Zeit vollziehen sich die Begattungsakte zwischen Weibchen und Männchen. Bei manchen Tierarten ist die Kopulation für das männliche Individuum auch außerhalb der sexuellen Periode möglich, für die weiblichen Individuen dagegen beschränkt sich die Geschlechtsfunktion nur auf die Zeit der geschlechtlichen Erregung oder Östrum, in welcher Periode die Hyperämie der Genitalwege und die geschlechtliche Erregung auftritt. Die darauf folgende Ruheperiode oder Anöstrum dauert bei Säugetieren gewöhnlich den größten Teil des Jahres hindurch; die Genitalorgane werden außer Tätigkeit gesetzt, was sich auch durch ihre Anämie kennzeichnet. Ist diese Zeit vorüber, so beginnt das Vorbereitungsstadium zur Sexualperiode, das sog. Proöstrum; in den Genitalorganen setzen wieder die für das Östrum bezeichnenden Veränderungen ein, und es beginnt von neuem die stärkere geschlechtliche Erregung der Tiere.

Periodizität der Geschlechtstätigkeit bei Säugern.

Wenn in der Östralzeit sich die Befruchtung vollzogen hat, so folgt gleich darauf die Schwangerschaft oder Graviditätsperiode, deren Dauer von der gegebenen Art abhängt. Nach Ablauf der Gravidität, welche bei Säugetieren mit dem Geburtsakte schließt, beginnt das sog. Puerperium, in welchem die Geschlechtswege wieder zur Ruhe kommen, worauf die Laktationsperiode folgt, die der Ernährung der geborenen Nachkommenschaft gewidmet ist. Ist dagegen die Befruchtung ausgeblieben, so fehlt auch die Gravidität, und die Geschlechtswege kehren wieder in den Ruhestand zurück. Das allmähliche Abnehmen der die Sexualperiode charakterisierenden Merkmale findet in dem sog. Metöstrum statt. Die Östralzeit ist bei manchen Formen nur von sehr kurz dauernden Ruheintervallen, sog. Diöstra, unterbrochen. Wenn in einer Geschlechtssaison mehrere Diöstra vorkommen, sprechen wir von polyöstralen Tieren im Gegensatz zu den monöstralen, bei denen während der Sexualsaison nur ein ununterbrochenes Östrum dauert, welches in Metöstrum und hierauf in Anöstrum, d. i. längere Ruheperiode, übergeht.

Wir wollen diese Verhältnisse noch an einigen Beispielen illustrieren.

Beim Hunde finden gewöhnlich zwei Östralperioden jährlich statt, die erste im Frühjahr, die zweite im Herbst, welche sodann in das Anöstrum übergehen. Die Vorbereitung zu der Sexualperiode, welche wir, wie eben erwähnt, Proöstrum nennen, äußert sich durch Anschwellung der Vulvae, welche gewöhnlich reich mit Schleim bedeckt sind. In dieser oft zehn Tage dauernden Periode wird manchmal (nicht immer) Blut ausgeschieden und es treten, wie durch physiologische Untersuchungen nachgewiesen wurde, auch Veränderungen in dem Stickstoffmetabolismus ein. Das darauf folgende Östrum hält ununterbrochen einige Monate an, so daß man die Hündin als monöstrales Tier betrachten kann. Die Gravidität dauert 59—63 Tage. — Das Weibchen des Fuchses ist ebenfalls monöstral.

Beispiele für polyöstrale Tiere finden wir unter den Rodentien. Die meisten Tiere dieser Ordnung haben nur eine Geschlechtssaison jährlich, die sich jedoch in entsprechenden Verhältnissen auf mehrere Monate erstrecken kann. Bei Abwesenheit des Männchens ist die Geschlechtssaison bei der Maus von kurz dauernden Ruhepausen, Diöstren, mehrmals unterbrochen, so daß die Ovulation sich nach je 21 Tagen wiederholt. Erfolgt jedoch die Befruchtung und tritt Gravidität ein, welche ebenfalls 21 Tage dauert, so findet die nächste Ovulation gleich am Tage der Geburt statt, so daß das Puerperium verschwindend kurz ist.

Bei Primaten, besonders aber beim Menschen, dauert die Geschlechtssaison das ganze Jahr hindurch und ist nur von diöstralen Perioden regelmäßig unterbrochen. Die Ovulation wiederholt sich alle vier Wochen.

Auf den Rhythmus der Geschlechtstätigkeit übt die Domestikation, wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorgeht, einen starken Einfluß aus, so z. B. bei gewissen Schafrassen, bei denen es unter entsprechenden äußeren Bedingungen gelingt, die diöstralen bzw. anöstralen Perioden zu verkürzen und hierdurch auch die Reproduktionskraft zu erhöhen.[1]) Anderseits aber ist es längst bekannt, daß die Gefangenschaft, besonders unnatürliche und schlechtere Lebensverhältnisse oft fast zur Sterilität führen und in der Regel die Fortpflanzungskraft herabsetzen.

Der Begriff des Hermaphroditismus.

4. Hermaphroditische Individuen und ihre Geschlechtstätigkeit. Wir haben im vorhergehenden über die Geschlechtstiere gesprochen, bei denen die Produktion der Geschlechtselemente auf zwei besondere Organismen verteilt war, von denen der eine nur männliche, der andere nur weibliche Geschlechtselemente erzeugte. Dieser Typus der Sexualität ist unter dem Namen des Gonochorismus (Geschlechtstrennung) bekannt im Gegensatz zum Hermaphroditismus, welcher darin besteht, daß die Eier und Spermatozoen sich in einem und demselben Individuum bilden. Der Hermaphroditismus kann so wie der Gonochorismus bei bestimmten Formen als Regel auftreten, und dann bezeichnet man diesen Typus als normalen Hermaphroditismus. Außerdem begegnet man bei sehr vielen gonochoristischen Tierformen auch hermaphroditischen Exemplaren je nach der Tierart in größerer oder geringerer Anzahl. Dieser anormale Hermaphroditismus ist eine Mißbildungserscheinung.

Normaler Hermaphroditismus.

Ob der normale Hermaphroditismus als primäre oder sekundäre Geschlechtsform aufzufassen ist, mit anderen Worten, ob sich phylogenetisch der Gonochorismus aus dem Hermaphroditismus oder umgekehrt entwickelt hat, ist eine in der Genetik viel erörterte Frage, auf die wir hier jedoch nicht eingehen können.

In den hermaphroditischen Organismen ist die Einrichtung der Produktionsstätte von Sexualelementen beider Geschlechter in einem Organismus sehr verschieden. Die Produktion der Geschlechtselemente kann in einer Zwit-

1) Die näheren Angaben darüber findet man in dem schönen Buche von F. H A. Marshall, The Physiology of Reproduction 1910.

terdrüse stattfinden, und zwar in denselben oder besonderen Läppchen der Gonade („Acini"), sie kann bei anderen Formen so verlaufen, daß die Erzeugung der männlichen und der weiblichen Elemente in besonderen Teilen der Zwitterdrüse lokalisiert ist, oder endlich können in den Organismen nicht einheitliche „Ovotestes", sondern zwei besondere Gonaden, eine männliche und eine weibliche, vorhanden sein. In dem Molluskenstamme z. B. finden wir alle diese möglichen Kombinationen.

Die Möglichkeit der Selbstbefruchtung. Die Einrichtungen, welche die Selbstbefruchtung verhindern.

Bei den Hermaphroditen, bei denen die Geschlechtstätigkeit so verläuft, daß die beiden Typen der Geschlechtselemente gleichzeitig produziert werden, kann ev. Selbstbefruchtung oder Autogamie stattfinden. Wenn man jedoch in der Tierwelt Umschau hält und die Fortpflanzungsverhältnisse untersucht, so drängt sich die Beobachtung auf, daß es in der Natur nicht an Einrichtungen fehlt, diesen Fortpflanzungstypus zu vermeiden. Zu diesem Zwecke dienen verschiedenartige Einrichtungen. Bei vielen Arten sind die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates so eingerichtet, daß die dieselben passierenden Sexualelemente einander nicht begegnen können und ihre Entleerung nicht gleichzeitig erfolgt. Bei anderen Zwitterorganismen, bei denen die entleerten Geschlechtselemente sich außerhalb des Körpers begegnen, kann die Befruchtung doch nicht stattfinden, was wieder in den Eigenschaften der Geschlechtszellen selbst seinen Grund hat. Eine Illustration dazu bilden manche Ascidienarten. Bei vielen hermaphroditischen Ascidien findet oft Selbstbefruchtung statt, sie läßt sich auch leicht nachweisen, da hier die künstliche Befruchtung leicht gelingt. Doch gibt es in dieser Gruppe auch Formen, wie z. B. *Ciona intestinalis*, bei welcher die Eier eines Individuums sich durch den Samen desselben Exemplares nicht befruchten lassen (Castle). Der Mechanismus, welcher bei solchen Tieren die Selbstbefruchtung verhindert, ist bisher noch nicht ganz sicher bekannt. Es schien die Annahme nahezuliegen, daß die Eier gewisse repulsiv wirkende Stoffe ausscheiden, welche das Eindringen der Samenfäden in die Eier verhindern, doch es scheint nach den neuesten Forschungen (T. H. Morgan), daß das Ausbleiben der Selbstbefruchtung nicht auf Ausstoßung gewisser Substanzen durch die Eier beruht, die die Aktivität der Samenfäden beeinträchtigen, sondern daß an der Oberfläche des Eies selbst eine spezifische Reaktion eintritt oder ausbleibt. Denn das Eindringen des Spermatozoons beruht nach Morgan nicht darauf, daß sich der Samenfaden einen Weg in das Ei bohrt, sondern auf einer Reaktion zwischen Ei und Sperma.

Bei den Weinbergschnecken, die ebenfalls Hermaphroditen sind, ist die Selbstbefruchtung auch nicht möglich. Es wurden mit Schnecken Versuche gemacht (A. Lang) und man überzeugte sich, daß von ihrer ersten Jugend an jahrelang einsam gehaltene Tiere nie befruchtete Eier ablegten.

Sehr verbreitet ist ferner in der Natur die Einrichtung, daß die Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Gonaden nicht gleichzeitig eintritt. Es werden entweder zuerst die weiblichen Geschlechtselemente erzeugt (Protogynäcie) und der männliche Teil der Geschlechtsdrüse reift erst später, wenn keine Eier mehr produziert werden, oder es gelangt die männliche Gonade

bzw. der männliche Teil der Zwitterdrüse vor der weiblichen Gonade zur Reife (Protandrie bzw. protandritischer Hermaphroditismus). Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung ist klar: trotz des Hermaphroditismus ist dadurch die Selbstbefruchtung ausgeschlossen und auch die Inzucht wird vermieden.

Die Protandrie ist überhaupt viel häufiger als die Protogynäcie. Protandrisch ist der Hermaphroditismus bei manchen Poriferen (*Spongilla*, *Aphycilla*), bei vielen Würmern aus der Gruppe der Platyhelminten, Nematoden, Anneliden, bei manchen Mollusken, Crustaceen und einigen Fischarten. Protogynäcische Formen wurden bei manchen Turbellarien, bei einigen Lungenschnecken und bei Salpa aus der Tunicatengruppe festgestellt.

Sehr interessant ist die Form des sog. funktionellen Hermaphroditismus, welcher darin besteht, daß potentiell hermaphroditischen Individuen die Fähigkeit zukommt, ihr Geschlecht gewissermaßen zu wechseln: sie funktionieren z. B. zuerst als Männchen, sodann als Weibchen, später wieder als Zwitterindividuen. Es handelt sich hier nicht um einen Wechsel der sexuellen Funktion im Laufe der Jahreszeiten, sondern um funktionelle Phasen in verschiedenen Lebensperioden des Tieres. Diese Beobachtung wurde zuerst von Giard bei den Ringelkrebsen (Epicariden) gemacht, bei denen sukzessiv verschiedene Sexualphasen vorkommen. Später wurde dieselbe Erscheinung bei dem parasitischen Wurm *Myzostoma*, welcher an der Comatulide *Antedon rosacea* parasitiert, festgestellt (Wheeler). Hier erscheint bei ganz jungen Tieren die Gonade ganz indifferent (Periode der sexuellen Neutralität). Sodann beginnt in ihr eine rasche Vermehrung der Elemente, in denen man bereits Spermatogonien und Ovogonien unterscheiden kann, wobei jedoch die spermatogenetischen Vorgänge rascher als die ovogenetischen fortschreiten, so daß die männlichen reifen Geschlechtselemente zuerst zur Ausbildung gelangen. Diese Phase beginnt mit dem Erscheinen der ersten reifen Samenfäden (protandrische Lebensperiode) und dauert bis zur Bildung der ersten Eier. Damit wird die Funktion des männlichen Teiles der Gonade nicht eingestellt, das Tier funktioniert also als ein Zwitterindividuum (Phase der Androgynäcie). Hierauf geht diese Periode der gleichzeitigen Produktion von Eiern und Spermatozoen in die sog. hysterogynäcische Phase über, in welcher das Individuum nur als Weibchen funktioniert und keine Samenfäden mehr erzeugt.

Die letzte Kategorie der Zwitterigkeit bildet die Form des inkompletten Hermaphroditismus: Bei gewissen Tieren (aus der Gruppe der Nematoden und der arthropoden Cirripedien) treten neben hermaphroditischen Individuen auch oft gonochoristische männliche Exemplare auf, die zuweilen ganz rudimentär erscheinen und von welchen die hermaphroditischen Weibchen befruchtet werden können. Oft spielen sie jedoch eine nur ganz geringe biologische Rolle bei der Fortpflanzung.

Anormaler Hermaphroditismus.

Anormaler Hermaphroditismus, welcher als Mißbildung auftritt, wurde bereits früher besprochen, so daß wir darauf hier nicht zurückzukommen brauchen.

5. Geschlechtsverhältnisse zwischen den Männchen und Weib-

chen und ihre biologische Bedeutung für die Fortpflanzung. Wir haben bereits oben als Hauptkriterium des Geschlechtes die Produktion eines bestimmten Typus der Geschlechtselemente angenommen, welche nach ihrer Vereinigung den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation bilden müssen. Nach der Vereinigung der männlichen und der weiblichen Sexualelemente werden diejenigen Prozesse in Gang gesetzt, welche die Anregung zum Entwicklungsprozeß bilden. Aus diesen Bemerkungen geht die Wichtigkeit der gegenseitigen Annäherung der Geschlechtselemente aneinander hervor, und dieser Vorgang wird durch eine Reihe von Erscheinungen und besonderen Einrichtungen in der Natur ermöglicht und erleichtert.

Die in den Gonaden der männlichen und weiblichen Organismen produzierten Geschlechtselemente müssen zuerst aus der Gonade nach außen gelangen und ihre Begegnung vollzieht sich entweder außerhalb der männlichen und weiblichen Organismen, oder es können die Spermatozoen in den weiblichen Organismus hineindringen und hier sich mit den Eiern vereinigen.

Nachdem die Eier und Spermatozoen die Geschlechtsdrüse verlassen haben, müssen die männlichen Sexualelemente stets nach außen gelangen, die Eier dagegen verharren in den Fällen, in denen sie im mütterlichen Körper bleiben, einige Zeit in den Ausführungsgängen des Genitalapparates.

Die Entleerung der Geschlechtselemente.

Die einfachste Art des Verlassens des Organismus, in dem die Elemente entstanden sind, finden wir z. B. bei denjenigen Cölenteraten, bei denen die vollständige Differenzierung der Gonaden noch nicht stattgefunden hat. Diejenigen Zellen, welche sich zu Geschlechtselementen differenziert haben, lösen sich von dem Keimblatte, in dem sie entstanden sind, ab und gelangen ganz leicht in das umgebende, flüssige Medium.

Bei manchen Anneliden, wie z. B. *Polygordius neapolitanus* oder *Protodrilus* fehlen besondere Ausführungswege für die Geschlechtselemente, so daß in der Leibeshöhle sich ansammelnde Eier und Spermatozoen nur durch Dehiscenz des Körpers nach außen gelangen können. Dies geschieht auf die Weise, daß die Körperwand an mehreren Stellen zerreißt und die Geschlechtszellen in das umgebende Medium entleert werden. Bezüglich der Weibchen wurde festgestellt, daß die Eierentleerung gleichzeitig die Lebensgrenze für das Tier bildet.

Bei den meisten Tiergruppen findet man in dem männlichen und dem weiblichen Genitalapparate besondere Ausführungswege für die in den Gonaden produzierten Geschlechtszellen. Bei denjenigen Tieren, bei denen die Begegnung der Eier mit Spermatozoen außerhalb der elterlichen Körper erfolgt, münden die Samen- und Eileiter direkt an der Oberfläche des Körpers bei völligem Mangel an Kopulationsorganen. Der die Samen- oder die Eiermasse nach außen fördernde Mechanismus kann von verschiedener Beschaffenheit sein; manchmal ist das Lumen der Ausführgänge mit Flimmerepithel ausgepolstert, dessen Flimmerbewegung die Verschiebung der Geschlechtselemente bewirkt, in anderen Fällen wieder findet man in den Wänden der Geschlechtskanäle glatte Muskelfasern, deren peristaltische Bewegungen oder (bei Säugern) Kontraktionen

eine Verkürzung des Samenleiters bewirken und das Herauspressen der Sexualelemente bewerkstelligen.

Die Eier verlassen den weiblichen Organismus als Zellen, welche gewöhnlich von Eihüllen umgeben sind. Die biologische Bedeutung dieser Eihüllen besteht darin, daß sie entweder einen Schutz für die Zelle oder den sich aus diesem Geschlechtselement entwickelnden Embryo oder unter Umständen durch die in der Eihülle enthaltenen Nährstoffe die Ernährung des Embryos ermöglichen. Jedermann ist z. B. die weißliche Gallerte bekannt, mit welcher die Froscheier umgeben sind. Sie ist ein Ausscheidungsprodukt der Eileiterdrüsen und wird von den Froschlarven gleich nach ihrem Ausschlüpfen verzehrt. Das Eiweiß der Hühnereier hat die gleiche trophische Bedeutung.

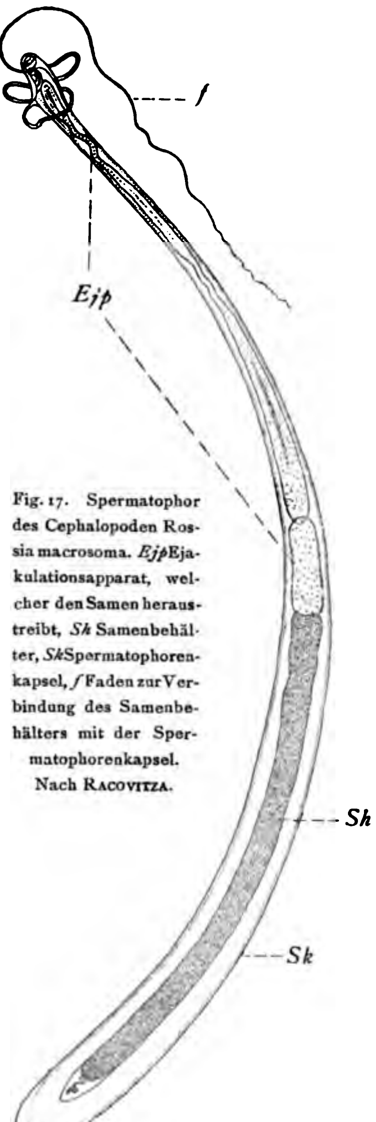


Fig. 17. Spermatophor des Cephalopoden Rossia macrosoma. *Ejp* Ejakulationsapparat, welcher den Samen heraustreibt, *Sh* Samenbehälter, *Sk* Spermatophorenkapsel, *f* Faden zur Verbindung des Samenbehälters mit der Spermatophorenkapsel. Nach RACOVITZA.

Die Spermatozoen derjenigen Tiere, deren Entwicklung vom ersten Anfang an im Wasser verläuft, werden ganz nackt, als differenzierte, mit Bewegungsfähigkeit ausgestattete Zellelemente aus dem Geschlechtstraktus entleert, bei anderen Tieren dagegen werden die Samenfäden samt der durch akzessorische Drüsen des männlichen Geschlechtskanales produzierten Flüssigkeit ausgeschieden, welche man samt den darin enthaltenen Spermatozoen als Sperma oder Samen bezeichnet. Endlich kann die Entleerung der Samenfäden in Form von Paketen, sog. Spermatophoren, erfolgen, so z. B. bei vielen Würmern, besonders bei Egelwürmern, bei Mollusken, Arthropoden und sogar bei niederen Wirbeltieren. Der Spermatophor bildet einen mit Spermatozoen gefüllten Sack. Die Organisation solcher Gebilde ist oft recht kompliziert. Bei Egelwürmern ist es ein ein- oder zweizipfeliger Sack, an dessen Ende sich eine für den Austritt der Samenfäden bestimmte Öffnung befindet. Bei Cephalopoden bestehen die Spermatophoren (Fig. 17) aus dem Samenbehälter und einem recht komplizierten Ejakulationsapparat; beide Bestandteile liegen in einer mehrschichtigen Hülle eingeschlossen. Nach außen gelangen die Spermatozoen erst durch den Ejakulationsprozeß, welcher auf einer Evagination, Umkrempelung des ganzen Gebildes beruht, worauf die blind endigende, den Samenbehälter verschließende Hülse abbricht.

Die Typen der Spermatophorenstruktur sind mit diesen Beispielen lange

nicht erschöpft, wir müssen uns jedoch auf sie beschränken. Die biologische Aufgabe, welche diese Einrichtung der Spermatozoenentleerung erfüllt, besteht eben darin, daß die Samenfäden in solchen Paketen oft leichter in entsprechender Menge an die Bestimmungsstelle gelangen können. Anderseits sind die Spermatozoen durch die umgebenden Hüllen vor Schädigung durch Wasser und Zerstreuung in flüssigem Medium geschützt.

Besamung bei äußerer Befruchtung.

Bei der Besprechung der Frage, wie die Eier durch die Spermatozoen besamt werden, möchte ich zuerst diejenigen Fälle berücksichtigen, in denen sog. äußere Befruchtung ohne Begattung stattfindet.

Die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente werden nach außen entleert, und zwar oft in ganz beträchtlicher Entfernung voneinander. Allerdings kann man bei vielen Tiergruppen konstatieren, daß die Männchen und Weibchen in der Zeit ihrer Geschlechtsreife zusammenkommen.[1]) Zieht man die Kleinheit der Geschlechtselemente in Betracht, so ist es klar, daß ein Zusammentreffen dieser mikroskopischen Gebilde recht schwer erscheint und daß dieser Mißstand nur durch die große Menge der in solchen Fällen produzierten Geschlechtselemente aufgewogen wird, besonders bei solchen Tieren, bei denen durch die Lebensweise die Befruchtungs- und Entwicklungsprozesse sehr erschwert werden, z. B. bei Parasiten, deren normale Entwicklung nur in verschiedenen und bestimmten Wirten stattfinden kann oder bei Seetieren, deren Sexualelemente keine besonders günstigen Chancen haben, sich zu begegnen.

Man muß indessen dabei auch an andere Einrichtungen denken, welche ein Zusammenkommen der Geschlechtselemente erleichtern. Eingehende Studien über die biologischen Eigenschaften besonders der Spermatozoen liefern uns in diesem Problem gewisse Anhaltspunkte. Die wichtigsten Untersuchungen auf diesem Gebiete wurden an pflanzlichem Material ausgeführt, sind aber dennoch für die tierische Biologie von prinzipieller Bedeutung, da sie ergeben, daß eine Reihe von Faktoren bewegungsrichtende Wirkung auf die Samenfäden haben kann. Besonders lehrreich sind die klassischen Experimente Pfeffers an Farnspermatozoen, die im Wasser gradlinige Bewegungen ausführen, jedoch in dem Falle, wenn sich ein Archegonium in der Nähe befindet, eine plötzliche Drehung gegen dessen Eingang machen, in seinen Hals eindringen, wonach die Kopulation mit dem Ei erfolgt. Es lag nun nahe, anzunehmen, daß von den Archegonienzellen gewisse Substanzen produziert werden, welche auf die Spermatozoen anlockend wirken. Wir hätten hier also mit einer Erscheinung zu tun, welche in der allgemeinen Biologie als Chemotaxis bezeichnet wird. Daß bestimmte Substanzen auf die Spermatozoen in der Tat chemotaktisch wirken können, haben weitere Versuche von Pfeffer und anderen Autoren dargetan. Wenn nämlich zugeschmolzene, mit Apfelsäure gefüllte Glaskapillaren ins Wasser, in welchem sich schon Spermatozoen befanden, gelegt

1) Dieses Zusammenkommen der Individuen derselben Art hat mehrmals zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß sich diese Tiere begatten. So hat man von den Comatuliden und Asteriden geglaubt, daß sie sich begatten; was sich jedoch bei näherer Prüfung der Sache als unrichtig erwiesen hat.

wurden, so konnte man bemerken, daß bei entsprechender Konzentration der Säure die Spermatozoen in die Glaskapillaren nach deren Eröffnung eindringen und sich darin in kurzer Zeit in ansehnlicher Anzahl ansammelten. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß die Apfelsäure auf die Farnsamenfäden positiv chemotaktisch wirkt. Es wurde ferner ermittelt, daß andere chemische Substanzen die Spermatozoen auch negativ chemotaktisch beeinflussen können; diese Beobachtung ist wieder aus dem Grunde wichtig, da man ev. den Einfluß der in den Kapillaren enthaltenen Substanzen auf Diffusionsströme zurückführen könnte.

Für die Spermatozoen anderer Arten haben die Versuche von Pfeffer, Buller, Shibata u. a. andere Substanzen als chemotaktisch wirkend nachgewiesen. Die Sensibilität der Spermatozoen gegenüber vielen chemischen Substanzen unterliegt also keinem Zweifel. Diese Erscheinung wurde neuerlich durch sehr interessante Versuche von Shibata erweitert und vertieft. Der genannte Autor hat den Beweis erbracht, daß man einige Kategorien der Sensibilität der Spermatozoen chemischen Substanzen gegenüber unterscheiden kann. Er ging von der Weberschen Regel, d. h. von der Relation zwischen Reiz- und Reaktionsgröße aus, und da bekanntermaßen die Spermatozoen bei bestimmter Erhöhung des Reizes in entsprechender Weise ihre Reaktion erhöhen, versuchte er zu ermitteln, ob zwei chemotaktisch wirkende Körper gegenseitige Abstumpfung bzw. Erhöhung der Reaktion bewirken. Es ergab sich daraus, daß z. B. bei Protophytensamenfäden sich für verschiedene Gruppen der chemischen Substanzen drei Kategorien der Sensibilität nachweisen lassen.

Die hier geschilderten Forschungsresultate beweisen, daß die Spermatozoen dank ihren physiologischen Eigentümlichkeiten auf gewisse chemische Substanzen bewegungsrichtend reagieren können, ob jedoch die Sensibilität der Spermatozoen deren Annäherung an die Eier in der Tat bewirkt, daß ist wieder eine andere Frage, die durch besondere Experimente ermittelt werden müßte. Das Ergebnis ist aber insofern ein positives, da es festgestellt wurde, daß Samenfäden sich durch eine gewisse Sensibilität bestimmten chemischen Substanzen gegenüber auszeichnen, wenn wir auch keinen bestimmten Beweis dafür haben, daß solche Substanzen von den Eiern ausgeschieden werden.

Die Zahl solcher Versuche ist auf zoologischem Gebiete recht spärlich und die bisher ausgeführten ergaben in bezug auf die Verwertung der chemotaktischen Eigenschaften zum Teil negative Resultate; so wurde z. B. in Versuchen bezüglich des bewegungsrichtenden Einflusses der zerquetschten Eimasse der Frösche auf die Samenfäden dieser Art nie ein Eindringen der Spermatozoen in die mit Eiersubstanz gefüllten Röhrchen konstatiert (Massart). Doch beweist ein solches negatives Ergebnis noch recht wenig und gestattet die Ausschließung der Chemotaxis bei der Annäherung der Spermatozoen nicht, da bei Zerquetschung der Eier deren Organisation natürlich vollständig zerstört wird und dadurch auch die Produktion chemotaktisch wirkender Substanzen beeinträchtigt oder aufgehoben werden kann.

In einer anderen Versuchsserie (R. Buller) ging man von der Voraussetzung aus, daß, wenn die Eier wirklich gewisse chemotaktisch wirkende Substanzen ausscheiden, diese sich in dem umgebenden Wasser sammeln müssen, da sonst ihre Wirkung auf gewisse Entfernung hin undenkbar wäre. Nachdem die Eier von Echinodermaten einige Stunden lang in einer geringen Menge Seewasser verweilt hatten, wurde dieses abfiltriert und in Kapillaren gefüllt. Indessen fielen die Experimente, ob der Inhalt solcher Glasröhrchen auf die Spermatozoen der betreffenden Arten bewegungsrichtend wirkt, negativ aus. Obschon also die chemotaktischen Eigenschaften der Samenfäden festgestellt worden sind, ist es immer noch nicht gelungen, deren Rolle bei dem Vorgang der Annäherung der Spermatozoen an die Eier zu ermitteln.

Rheotaxis der Samenfäden.

Man könnte weiter bei der Betrachtung der kausalen Momente, welche das Zusammentreffen der Geschlechtselemente bewirken, auch an die Bedeutung der Ströme denken, welche in der die Sexualelemente umgebenden Flüssigkeit stattfinden. Diesbezügliche Untersuchungen ergaben, daß die Spermatozoen sich in ihren Bewegungen durch negative Rheotaxis auszeichnen (Roth, Adolphi, Kraft u. a.). Rheotaxis nennen wir die Bewegungsreaktion der lebendigen Materie gegen einseitige Änderung der Druckwirkung. Durch Bewegung der die Spermatozoen umgebenden Flüssigkeit wird diese Änderung der Druckwirkung bewerkstelligt. Die Experimente mit Spermatozoen verschiedener Tierarten ergab das übereinstimmende Resultat, daß sich die Samenfäden in diesen Bedingungen stets gegen den Strom richten, vorausgesetzt, daß dieser Strom nicht zu stark ist. Außerdem wurde festgestellt, daß die Schnelligkeit der Bewegungen und überhaupt die Lebhaftigkeit der Samenfäden unter dem Einfluß der Strombewegung des Mediums zunimmt. Diese Eigentümlichkeit der Samenfäden kann in gewissen Fällen von Bedeutung sein, besonders, wenn der Strom, in dem die Samenfäden schwimmen, von dort kommt, wo sich die Eier befinden. Die günstigsten Bedingungen finden sie für ihre Beförderung im weiblichen Genitaltraktus, wo die Flimmern der Schleimhaut jene charakteristische Strombewegung erzeugen und eine Begegnung mit den Eiern in hohem Grade begünstigen.

Thigmotaxis der Spermatozoen.

Die Spermatozoen vieler Tierarten zeigen Bewegungsreaktion auf den Kontakt mit festen Körpern. Diese Eigenschaft nennt man bekanntlich in der Biologie Thigmotaxis. Die thigmotaktischen Eigentümlichkeiten der Samenfäden äußern sich durch das Haftenbleiben derselben an der Oberfläche jedes Körpers von fester Konsistenz (Dewitz an Spermatozoen der Küchenschabe, Massart — Froschspermatozoen), wobei auch ein bestimmter Charakter der Drehungsrichtung an den Schwänzen der Samenfäden hervortritt. Diese Eigenschaft kann auch von Bedeutung sein, da die Spermatozoen, wenn sie einmal den Eiern begegnen, nicht weiter schwimmen, sondern daran haften bleiben und ev. in die Eier eindringen. Es ist aber beachtenswert, daß die Spermatozoen wahrscheinlich infolge ihrer thigmotaktischen Eigenschaften sich an der Oberfläche unreifer oder fremdartiger Eier geradeso wie in der Nähe eigenartiger und befruchtungsfähiger Eier ansammeln.

So wichtig auch alle diese hier besprochenen biologischen Eigenschaften für die allgemeine Biologie sein mögen, so entscheiden sie doch das uns hier angehende Problem nicht endgültig. Genauer betrachtet, erscheinen alle diese Faktoren, auch wenn sie zusammenwirken, als recht unzulänglich, denn wenn man annimmt, daß die chemotaktischen, rheotaktischen oder thigmotaktischen Eigenschaften auch in höchster Intensität zugleich wirken, so ließe sich im besten Falle nur eine Annäherung der Spermatozoen an ganz nahe sich befindende Eier erklären, während es sich gewöhnlich um recht ansehnliche Entfernungen handelt, bei denen die Wirksamkeit der erwähnten Faktoren undenkbar erscheint. Ob also alles nur dem Zufall überlassen ist oder ob noch andere biologische, bisher nicht ermittelte Momente mit im Spiel sind, läßt sich vorläufig nicht entscheiden.

Ein Umstand verdient noch Beachtung, das ist die oft bedeutende Dauerhaftigkeit der männlichen und der weiblichen Geschlechtselemente, welche besonders bei manchen Arten sehr lange ihre Lebens- und Befruchtungsfähigkeit erhalten können. Es wurde mehrmals festgestellt, daß z. B. die Spermatozoen der Echiniden in Zimmertemperatur über 24 Stunden ihre Bewegungstätigkeit erhalten und auch noch nach dieser Zeit sich als befruchtungsfähig erweisen. Ist die Temperatur niedriger, so ist diese Dauer oft noch bedeutend länger. Bei 0° zeigten sich die Spermatozoen noch nach sieben Tagen befruchtungsfähig. Bedeutend länger noch erhalten sich die Spermatozoen am Leben, wenn sie sich bereits in den weiblichen Genitalien befinden. Hier können sie oft jahrelang (Bienen, Schnecken) in befruchtungsfähigem Zustande verharren. Die Dauerhaftigkeit der Geschlechtselemente erhöht selbstverständlich die Chancen des gegenseitigen Zusammentreffens und der Befruchtung.

Begattung im Tierreiche. Allgemeines.

Bei sehr vielen Tierformen ist die Annäherung der an dem Befruchtungsprozeß teilnehmenden Geschlechtselemente durch den Vorgang erleichtert, welcher als Begattung bezeichnet wird. Die Begattungserscheinung beruht auf vorübergehender körperlicher Vereinigung von zwei die Geschlechtselemente erzeugenden Individuen von entgegengesetztem Geschlechte. Während oder am Ende des Begattungsprozesses werden die Geschlechtselemente von den sich begattenden Organismen entleert und es wird dadurch die Annäherung der Spermatozoen zu den Eiern bewerkstelligt. In den meisten Fällen werden bei dem Begattungsakte die Spermatozoen in den weiblichen Organismus eingeführt, so daß jetzt die sog. innere Befruchtung stattfinden kann. Es gibt aber auch viele Formen, bei denen trotz äußerer Befruchtung auch noch eine Begattung stattfindet. Die temporäre Vereinigung der Organismen vor der Entleerung der Geschlechtselemente hat hier den nämlichen Zweck, die Erleichterung der Besamung, da das Sperma in solchen Fällen direkt die Eier begießt.

Die Begattungserscheinungen lassen sich in der Regel erst bei geschlechtsreifen Tieren, ausnahmsweise bei juvenilen Individuen mit nicht entwickeltem Genitalapparat (z. B. Capitelliden, Milben) beobachten. In letzterem Fall dauert aber der Begattungsprozeß so lange, bis inzwischen der Geschlechtsapparat seine vollständige Entwicklung erreicht.

Die Dauer des Begattungsaktes ist bei einzelnen Tiergruppen recht verschieden. Die Begattung kann momentan erledigt werden, in anderen Fällen dagegen dauert sie oft wochen-, ja sogar monatelang (Frösche unter Amphibien); es gibt sogar Formen, bei denen die männlichen und die weiblichen Individuen den größten Teil ihres Lebens hindurch in körperlicher Vereinigung zubringen. Diese Form der Begattung wurde bei manchen Würmern (z. B. *Bilharzia crassa*) beobachtet. In dem sog. Canalis gynaecophorus des Männchens ist das Weibchen derart untergebracht, daß der größte Teil des Weibchens in Form einer Schlinge freiliegt, während ein anderer Teil im Kanal des Männchens versteckt ist. Bei Cirripedien führen die sog. Zwergmännchen ein parasitisches Leben an dem Weibchenorganismus.

In allen diesen Fällen kann selbstverständlich nicht davon die Rede sein, daß die Begattung das ganze Leben hindurch fortdauere, sondern diese körperliche Vereinigung der Tiere erleichtert die geschlechtlichen Verhältnisse der beiden Partner.

Die Typen der Begattung.

Die Formen der Begattungserscheinungen bei verschiedenen Tierklassen, Ordnungen und Arten bieten in der Natur eine so große Mannigfaltigkeit, daß deren Schilderung weit über den Rahmen dieses Kapitels hinausgehen müßte. Ich will also nur die wichtigsten Typen beschreiben und dieselben durch entsprechende Beispiele illustrieren. Bei denjenigen Hermaphroditen, welche sich gegenseitig befruchten, unterscheiden sich die körperlichen Geschlechtsverhältnisse nicht von den gonochoristischen, d. i. geschlechtsgetrennten Organismen; wir werden also insoweit die Zwitter und getrenntgeschlechtlichen Tiere zusammen behandeln. Nur die Selbstbegattungserscheinungen sollen weiter unten besonders besprochen werden.

Die Begattung mit nachfolgender äußerer Befruchtung.

Bei einer Anzahl von Tieren mit äußerer Befruchtung findet vor der Entleerung der Geschlechtselemente der Begattungsprozeß statt, wie wir es alljährlich bei unseren Fröschen beobachten können. Bei der Annäherung der Brunstzeit, welche in unserem Klima Ende Februar oder Anfang März beginnt, tritt eine Anschwellung der Daumen und Vergrößerung der Samenblasen bei den Männchen auf. Der Begattungsprozeß vollzieht sich in der Weise, daß das Männchen den Rücken des Weibchens besteigt, es mit seinen vorderen Extremitäten stark hinter den Achseln umklammert, so daß die Daumen sich von unten in die Bauchdecken einpressen. In dieser Position verbleibt das Pärchen zwei, oft drei Wochen, nach den Temperaturverhältnissen: ist die Zeit kühler, so dauert die Begattungszeit länger. Der Begattungsprozeß ist bei Fröschen, wie es sich aus physiologischen Experimenten ergibt, als ein Reflexakt zu betrachten, dessen Zentren sich im Lendenmark finden. Am Schluß des Begattungsaktes erfolgt entweder gleichzeitig bei beiden Geschlechtern oder zuerst beim Weibchen und gleich darauf beim Männchen die Entleerung der Geschlechtselemente. Die Spermatozoen gelangen also bei dieser Einrichtung entweder direkt auf die Eier oder in die unmittelbare Nähe derselben, so daß die Besamung der Eier vollzogen ist.

Der Begattungsprozeß beim javanischen Flugfrosch (*Polypedates rein-*

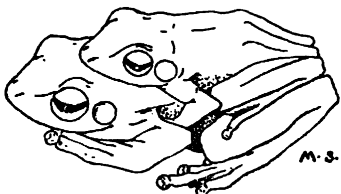
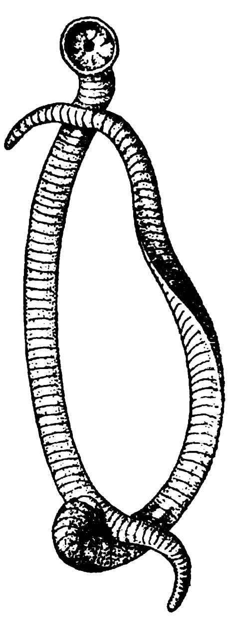


Fig. 18. Kopulation des javanischen Flugfrosches (Polypedates reinwardtii). Nach M. SIEDLECKI.

wardtii (Fig. 18) verläuft, nach den Beobachtungen von Siedlecki, derart, daß die Tiere zuerst durch die ganze Nacht gepaart bleiben. Die Entleerung der Geschlechtselemente vollzieht sich auf einem Blatte, auf welches das Weibchen mit dem auf ihm reitenden Männchen wandert. Indem das Weibchen die Eier in eine schleimige, gleichzeitig ausgeschiedene Masse ablegt, werden sie mit Sperma begossen. Die beiden Partner bewegen jetzt schnell die Hinterfüße, wodurch die schleimige Masse zu Schaum geschlagen wird. Die Bewegungen mit den Hinterbeinen wiederholen sich nach der Ablage eines jeden Eies.

Begattung behufs Injektion des Spermas in die Gewebe des weiblichen Körpers.

Sehr interessant sind die Begattungsprozesse, bei welchen der Samen in den Körper des Weibchens außerhalb des Genitalapparates eingeführt wird. Wir finden diesen Begattungstypus bei einer Anzahl von Egelwürmern (*Hirudinea*), die bekanntlich Zwitter sind. In dem männlichen Geschlechtsapparat werden die Spermatophoren von gallertiger Konsistenz und, je nach der Art, von recht variabler Gestalt gebildet. Der Kopulation selbst geht das Vorbereitungsstadium („préludes" — Brumpt) voran, das bei denjenigen Exemplaren, welche bereits mehrmals im Leben kopuliert hatten, besonders lange dauert. Das sich zur Begattung anschickende Kieferegel-Individuum klammert sich an einen festen Gegenstand an (Fig. 19), das andere oft an seinem Partner, und jedes Tier führt gewaltige Bewegungen aus, um die aus der breit geöffneten männlichen Geschlechtsmündung hervortretende Spermatophore an der Haut des Partners anzuheften. Nachdem die männliche Geschlechtsmündung die Haut des anderen Individuums berührt hat und die Spermatophore dem Partner aufgeklebt wurden, beruhigen sich die Tiere, die Rigidität ihrer Körper läßt nach, sie erweichen und reagieren auf äußere Reize sehr schwach. Dieser Zustand dauert bis zum Ende der Kopulation, welche z. B. bei Herpobdelliden 10 Minuten und länger, manchmal sogar eine Stunde dauert.


Fig. 19. Wechselseitige Begattung der Egelwürmer Herpobdella. Nach BRUMPT.

Während dieser Zeit wird das Sperma des einen Individuums in die Haut des anderen langsam eingespritzt. Der Spermatophor spielt hier hauptsächlich die Rolle einer vermittelnden Kanüle; er trägt aber auch tätig dazu bei, das Sperma in den Körper des Partners zu injizieren, da die elastischen Wände derselben sich kontrahieren und das Sperma, welches den Spermatophorensack prall ausgefüllt hat, dadurch herausgepreßt wird. Nach vollzogener Begattung trennen sich die Tiere, indem sie wieder heftige Bewegungen ausführen und jeder den entleerten Spermatophorensack in der Haut seines Partners zurückläßt.

Nun ist weiter von besonderem Interesse die Frage, auf welche Weise die in die Haut des zwitterigen Tieres einge-

spritzten Spermatozoen die Eier behufs Befruchtung erreichen. Dieser Vorgang wurde an *Holobdella algira* gründlich erforscht (Kowalewsky). Die Spermatozoen sollen die Haut durch die in derselben präexistierenden Kanäle durchwandern und gelangen in die ventralen Lakunen im Inneren des tierischen Organismus, wo sie sich massenhaft ansammeln. Erst aus den ventralen Lakunen der Clitellumgegend zerstreuen sie sich in zwei Richtungen, ein Teil geht in die generelle Zirkulation über und wird in die Zellen der phagocytären Organe, d. i. durch die Elemente der nephridialen Kapsel resorbiert, ein anderer Teil dringt durch die Wand des Eileiters in dessen Inneres ein und während der Eiablage erfolgt die Befruchtung der den Ovidukt passierenden Eier.

Bei anderen Arten der Egelwürmer, bei denen keine präexistierenden Mündungen der Hautkanäle vorhanden sind (z. B. *Piscicola geometrica*), wurde festgestellt (Brumpt), daß die angehefteten Spermatophoren sehr stark das Epithel reizen und dadurch eine lokale Mortifikation desselben hervorrufen. Durch diese Stelle dringen die Samenfäden in das subepitheliale Bindegewebe hinein, hier finden sich zahlreiche feine Kanälchen, welche als Weg von den Samenfäden benutzt werden, um noch tiefer in den Organismus einzudringen. Die Samenfäden dieser Tiere haben sonst die Eigentümlichkeit, durch verschiedene Gewebe durchzudringen (Brumpt), sie können also bis in die Eileiter gelangen, wo sich die Befruchtung der Eier vollziehen kann.

Die Vermutung, daß die Selbstbefruchtung bei den Hirudineen stattfinden kann, hat sich bei Experimenten mit Isolierung einzelner Exemplare als unrichtig erwiesen.

Begattungsvorgänge, bei denen die männlichen Geschlechtselemente nicht in den Genitalapparat, sondern in irgendeine beliebige Körpergegend eingeführt werden, scheinen auch bei manchen Rädertierchen (z. B. bei *Hydatina senta*) vorzukommen (Plate). Das Männchen soll den Körper des Weibchens mit dem Penis an irgendeiner beliebigen Stelle durchbohren; die Spermatozoen gelangen dadurch in die Leibeshöhle des weiblichen Organismus. Bei den Rotatorien findet aber auch die Begattung mit Immissio penis in die weiblichen Geschlechtswege statt (z. B. bei *Lacinularia Diglena* usw.).

Begattung mit der Entleerung des Spermas in die Nachbarschaft der weiblichen Geschlechtsmündung.

Einen weiteren Begattungstypus finden wir bei solchen Tieren, bei denen das Männchen sein Sperma entweder in flüssiger Form oder in Gestalt von Spermatophoren in die Nachbarschaft der weiblichen Geschlechtsöffnung entleert, so daß die Spermatozoiden erst nachträglich in die weiblichen Genitalwege gelangen. Hier fehlt also die Immissio penis. Beispiele solcher Geschlechtsverhältnisse finden wir sowohl bei niederen als auch bei höheren Tieren. Unser Regenwurm illustriert sehr gut diesen Begattungstypus. Die Würmer legen sich dabei zunächst mit ihren Bauchseiten aneinander, jedoch in entgegengesetzter Richtung, indem sie durch Einziehen des Bauches eine kahnförmige Vertiefung bilden, in die sich der andere Wurm hineinlegt. Es beginnt nun eine reichliche Absonderung von Schleim, der allmählich an der Oberfläche erhärtet und beide Würmer mit einer gemeinschaftlichen Hülle umschließt, so daß die Vereinigung eine sehr innige wird, besonders in der Gegend des Gürtels und der männlichen

Öffnungen. Der von den beiden Tieren (die Regenwürmer sind Zwitter) durch die Mündungen der Samenleiter entleerte Samen fließt jederseits in einer durch wellenartige Muskelkontraktionen gebildeten Längsrinne bis zum Gürtel hin und wird in die Samentaschen des anderen Wurmes aufgenommen. Mithin kann sich die Befruchtung der Eier bei deren Austritt aus den Eileitern vollziehen.

Bei vielen Arthropoden werden die Spermatophoren am weiblichen Körper in der Nähe des Genitalporus angeheftet. Die Begattung bei Copepoden wurde z. B. bei *Diaptomus gracilis* gründlich untersucht (E. Wolff). Das begattungslustige Männchen umfaßt plötzlich mit seiner rechten Greifantenne die Furca eines vorbeischwimmenden Weibchens (Fig. 20). Dieses macht anfänglich Versuche, das Männchen abzuschütteln, was ihm jedoch selten gelingt, unterläßt dann weitere Befreiungsversuche und unterstützt gewissermaßen das Männchen. Das Männchen hält das Weibchen mit seiner Antenne umschlungen und befindet sich in dieser Phase direkt hinter demselben. Jetzt tritt meist der Spermatophor mit seinem stumpfen, blind geschlossenen Ende zuerst aus der männlichen Geschlechtsöffnung, wird nach Austritt aus der Genitalmündung sofort mit der Zange des linken rudimentären Fußes ergriffen, so daß er geschlossen bleibt und die Samenfäden nicht nach außen gelangen können; durch kräftiges Vorwärtsschnellen schwingt sich das Männchen mit seinem Abdomen an den Hinterleib des Weibchens, fährt dann prüfend mit dem linken Fuße, in welchem er den Spermatophor hält, über dem weiblichen Genitalsegmente auf und ab, bis es die richtige Stelle zum Ankleben derselben findet. In jedem Spermatophor ist eine geringe Menge von „Austreibestoff" enthalten, welcher die Fähigkeit besitzt, sich im Wasser auszudehnen und auf diese Weise die Spermatozoen hinauszudrängen.

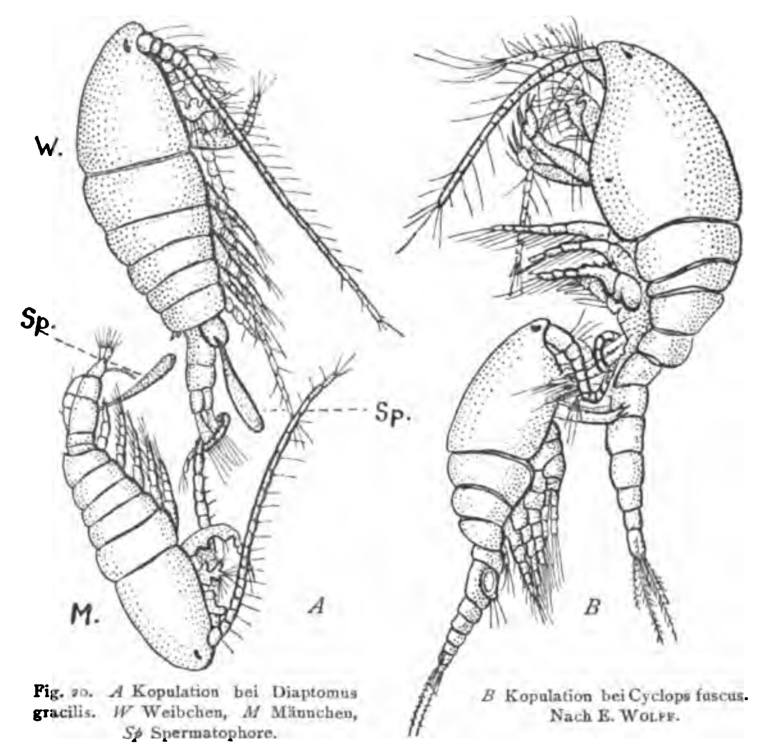


Fig. 20. *A* Kopulation bei Diaptomus gracilis. *W* Weibchen, *M* Männchen, *Sp* Spermatophore. *B* Kopulation bei Cyclops fuscus. Nach E. WOLFF.

Sehr interessant bezüglich der Begattungsverhältnisse sind auch die Krebse, welche symbiotisch mit den Schnecken leben. Es wurde beobachtet (Brandes),

daß bei *Eupagurus Prideauxii* die Spermatophoren bei dem Begattungsakte nicht an das Weibchen selbst, sondern stets an die Innenwand des Schneckenhauses, in welchem diese Krebse leben, angeheftet werden.

Die Cephalopoden (Tintenfische) bringen die Spermatophoren bei der Begattung in die Nähe der Mündung des weiblichen Oviduktes, allerdings wird der Spermatophor nicht an die Körperoberfläche angeheftet, sondern in die Mantelhöhle, wo auch die Geschlechtsgänge münden, hineingeschoben. Als männliches Begattungsorgan dient bei diesen Tieren ein modifizierter Mundarm, welcher (sog. Hectocotylus) als Spermatophorenträger bei der Begattung funktioniert. Bei der Umwandlung des Armes zum Hektocotylus ist das Endstück dieses Armes zum fadenförmigen Penis umgestaltet. Der Kopulationsprozeß, welcher genau

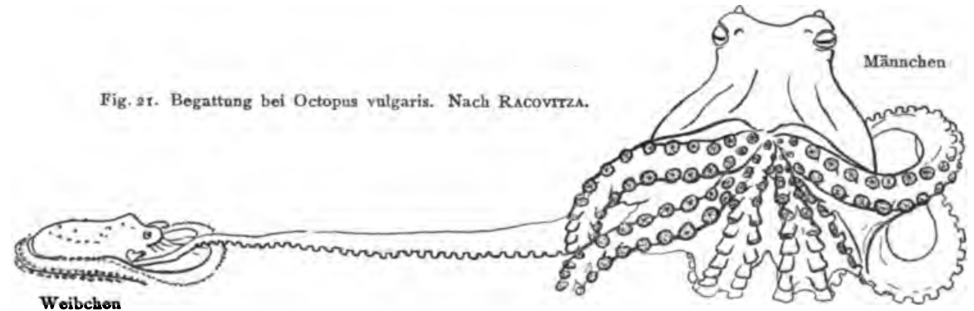


Fig. 21. Begattung bei Octopus vulgaris. Nach RACOVITZA.

untersucht wurde (Kollmann, Racovitza, Bergmann) beginnt gewöhnlich mit einem Kampfe zwischen Weibchen und Männchen, wenn auch nicht immer und nicht bei allen Arten. Bei der Begattung selbst, wie die Fig. 21 zeigt, hält das Männchen das Weibchen möglichst fern von sich. Bei *Octopus vulgaris* streichelt das Männchen am Beginn des Koitus das Weibchen mit dem gestreckten Arm des dritten Armpaares längere Zeit, wobei die übrigen Arme des Männchens nach oben gebogen sind, jedoch während der Begattung unbewegt bleiben. Nach diesem Vorspiel führt das Männchen seinen hektocotylisierten Arm in die Mantelhöhle des Weibchens (Fig. 21) ein, was eine spasmatische, heftige Kontraktion des Körpers beim Weibchen bewirkt. Diese wird wahrscheinlich durch die Reizung hervorgerufen, welche die Bewegungen des Hektocotylus in der Atemhöhle veranlassen. Das Weibchen macht jedoch keinen Versuch, zu entfliehen. Während des ganzen Aktes wird die Berührung zwischen den Individuen beider Geschlechter nur durch den hektocotylisierten Arm vermittelt (Racovitza) und es dauert die Begattung über eine Stunde. Nach Beendigung des Aktes zieht das Männchen den hektocotylisierten Arm aus der weiblichen Mantelhöhle zurück und läßt darin den Spermatophor zurück. In Aquarien beobachtete man, daß ein Tintenfischpaar oft zwei oder sogar dreimal täglich kopulierte.

Der Spermatophor wird also in der weiblichen Mantelhöhle zwischen die die Oviduktmündung umgebenden Falten abgelegt und entleert ihren Inhalt wie bereits oben (S. 444) erwähnt, nach Umkrempelung und Zerbrechung der Spermatophorenhülle in die Mantelhöhle des Weibchens, wo auch die Befruchtung der Eier im Augenblick des Austritts derselben aus dem Ovidukt in die Mantelhöhle erfolgt.

Begattung mit direkter Einführung der Samenfäden in die weiblichen Genitalwege.

Sehr verbreitet ist derjenige Begattungstypus, bei welchem die Spermatozoen vom Männchen direkt in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt werden. Dem äußeren Geschlechtsapparat kann dennoch ein besonderes Begattungsorgan fehlen, das eine Verlängerung des Geschlechtskanals bilden und direkte Besamung in die weiblichen Genitalwege bewirken würde. In sehr vielen Fällen jedoch sind besondere zur Einführung der Spermatozoen in die weiblichen Geschlechtswege dienende Kopulationsorgane bei den Männchen vorhanden und sind entweder von dem Genitalapparat ganz unabhängig, besonders wenn es sich nur um Hineinstopfen der Spermatophoren in die weibliche Genitalöffnung handelt, oder bilden einen Bestandteil der äußeren Genitalien, eine Verlängerung des Samenleiters.

Den einfachsten Verlauf der Begattung mit direkter Überführung der männlichen Geschlechtselemente in die weiblichen Genitalwege ohne Einführung der

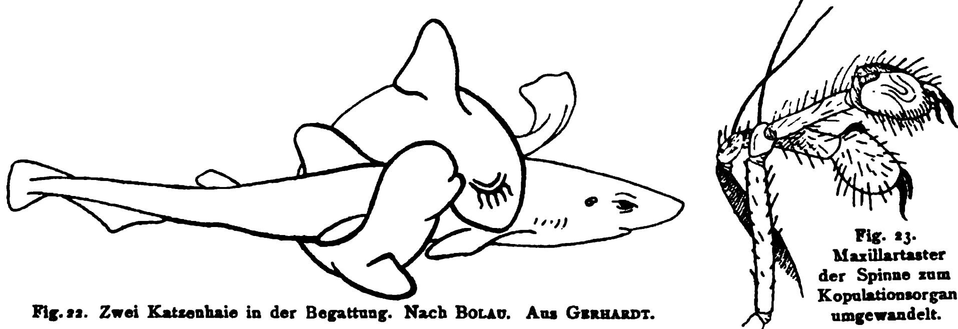


Fig. 22. Zwei Katzenhaie in der Begattung. Nach BOLAU. Aus GERHARDT.

Fig. 23. Maxillartaster der Spinne zum Kopulationsorgan umgewandelt.

männlichen Kopulationsorgane haben wir z. B. bei Salamandern, wenn die Begattung nicht im Wasser, sondern auf dem Lande erfolgt. Die direkte Übertragung der Spermatophoren von der Geschlechtsöffnung des Männchens in diejenige des Weibchens wird durch eine entsprechende gewaltsame Drehung, man könnte sagen Verrenkung des Männchens zustande gebracht. Die Genitalöffnungen nähern sich dabei einander sehr dicht und es ist möglich, daß die weibliche Kloake dabei von der männlichen umfaßt wird.

Bei dem Katzenhai findet die Begattung in der Weise statt, daß das Männchen sich allmählich quer um das Weibchen herumschlingt (Fig. 22), so daß sich der Schwanzteil des Männchens krümmt, von der rechten Seite des Weibchens her über den Rücken desselben hinweg, so daß endlich der Kopf des Männchens über seinen Schwanzteil weg zu liegen kommt. Durch das in die weibliche Kloake gleichzeitig eingeführte modifizierte Pterygopodium, welches vor Einführung in die Kloake mit dem Sekret seiner Drüse gewissermaßen gesalbt worden ist, wird die Lage der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnung fixiert, so daß sie jetzt genau aneinander liegen und der sich in diesem Momente ergießende Samen in die weiblichen Geschlechtswege gelangen kann.

Ich habe bereits oben erwähnt, daß bei manchen Tierformen bestimmte, eigentlich nicht zum Geschlechtsapparat gehörende Organe als Begattungsapparat verwendet werden, besonders wenn es sich um Einführung der Spermatophoren in den weiblichen Geschlechtskanal handelt. Diesen Typus der Begattung findet man z. B. bei Spinnen. Der Maxillartaster des Männchens ist hier

zum Kopulationsorgan umgewandelt (Fig. 23), das Endglied desselben ist nämlich ausgehöhlt und oft mit einem blasenförmigen Anhangsorgane versehen. Doch steht er weder mit den Geschlechtsdrüsen noch mit den Ausführkanälen morphologisch in irgendeinem Zusammenhang.

Der Verlauf der Begattung bei den Spinnen ist in der letzten Zeit sehr gründlich erforscht worden und es besteht über diesen Gegenstand bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur. Die Nähe des Weibchens wird von dem begattungslustigen Männchen nicht mit den Augen, sondern durch den in den Maxillarpalpen lokalisierten Geruchssinn (R. Heymons) wahrgenommen, da mit Sperma reich versehene Männchen nach Amputierung der Palpen den Koitus nicht nur nicht ausführen können, sondern sogar bei Annäherung des Weibchens regelmäßig die Flucht ergreifen.

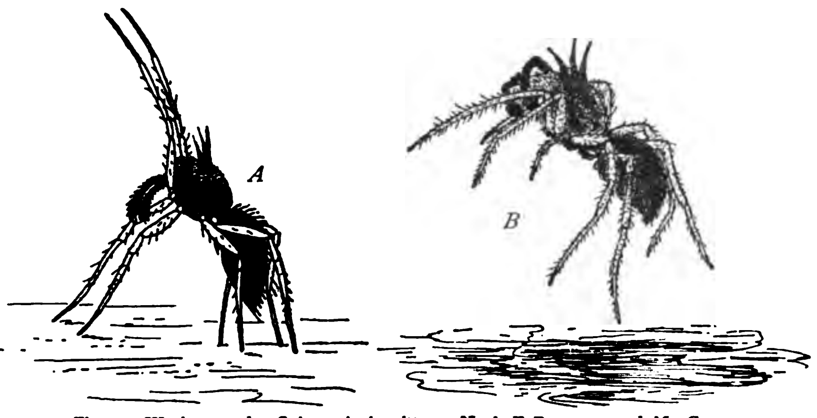


Fig. 24. Werbetanz der Spinne Astia vittata. Nach E. Peckham und Mc. Cook.

Das Erwerben der Weibchen durch die Männchen vollzieht sich je nach der Art recht verschieden und ist oft von recht komplizierten Bewegungen von seiten des Männchens begleitet, welche man als Werbetanz (Fig. 24 A und B) bezeichnet.[1]) Bei den Wasserspinnen, z. B. *Argyroneta aquatica*, baut sich das Männchen vor der Begattungsperiode ein Nest unter der Wasserfläche in der Nähe des Weibchennestes und verbindet sein Nest mit demjenigen des Weibchens durch einen besonderen Kanal, welcher zur Kommunikation der beiden Tiere dient.

Das Männchen der Solifugen legt bei dem Begattungsakt das Weibchen auf den Rücken, senkt seine Chelizeren in die weibliche Genitalöffnung ein, zieht sie dann heraus und wiederholt mehrmals dieselbe Prozedur. Nach kurzer Zeit tritt die ganze weibliche Partie wulstförmig hervor und die Genitalöffnung wird als ein klaffender Spalt erkennbar. Jetzt hebt das Männchen seinen Hinterleib ein wenig empor und aus seiner Genitalmündung gelangt nach außen ein zähflüssiger, klebriger Spermaballen. Kaum ist dieser auf den Boden gelangt, so wird er von den Chelizeren des Männchens erfaßt und in die weibliche Genitalöffnung gebracht. Mit großer Gewalt stopft das Männchen den Spermaballen dem Weibchen in die Genitalöffnung hinein, kneift die geschwollenen Ränder derselben zusammen und läuft dann mit einem Sprung möglichst rasch davon. Wenn das Männchen nach beendeter Kopulation nicht mit genügender Gewandtheit und Schnelligkeit entflieht, wird es von dem sich schnell erholenden Weibchen ergriffen und aufgefressen. Dies soll jedoch nicht so häufig vorkom-

1) Vgl. die schöne Monographie der amerikanischen Spinnen von Mc. Cook.

men: in den meisten Fällen bringt der normale Begattungsverlauf für das Männchen keine besondere unmittelbare Lebensgefahr mit sich. Fig. 25 stellt den Begattungsprozeß bei der Spinne *Agelena* dar.

Die Einführung von Spermatozoen in die weiblichen Genitalwege vermittels besonderer männlicher Kopulationsorgane.

Bei den meisten Tieren, bei denen die Einführung der Spermatozoen direkt in das Innere des weiblichen Geschlechtskanals erfolgt, steht dem Männchen dazu das Begattungsorgan zur Verfügung, welches als integraler Bestandteil des Genitalsystems gelten muß. Das Begattungsorgan bildet eine Verlängerung des Samenleiters und zeigt entweder beständig eine feste Konsistenz (hornige Röhre oder Rinne bei Insekten) oder erlangt die zur Begattung nötige Rigidität unmittelbar vor dem Koitus. In letzterem Fall sprechen wir von dem Geschlechtsglied oder Penis, welcher bei vielen Männchen, wenn sie geschlechtlich nicht erregt sind, äußerlich nicht sichtbar ist und erst vor dem Koitus ausgestülpt wird (Lungenschnecken, Würmer).

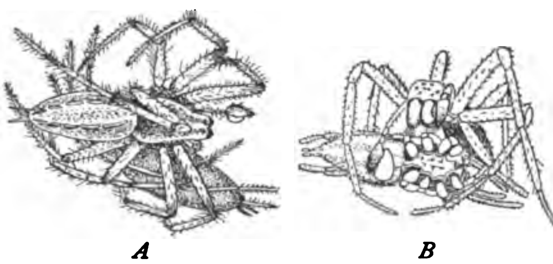


Fig. 25 *A* und *B*. Begattungsprozeß von Agelena naevia. *A* Das Aufkleben der Spermatophoren. *B* In der Gegend der Genitalöffnung des Weibchens ist schon ein Kranz von Spermatophoren angeheftet. Nach EMERTON. Aus H. C. MC. COOK.

Fig. 26. Kopulation von Dytiscus marginalis, der Moment der Übertragung der Samenmasse in das Weibchen. Tiere von der Seite gesehen, am Wasserspiegel hängend. Nach BLUNCK. Aus WESENBERG-LUND.

Der Begattungstypus mit Hilfe des genitalen Begattungsorganes findet bei vielen Würmern (z. B. gewissen Turbellarien, manchen Egelwürmern, Rotatorien usw.), bei einer beträchtlichen Anzahl von Mollusken (z. B. bei Heliciden), bei den meisten Insekten, bei gewissen Vögeln und allen Säugetieren statt.

Als Beispiel schildern wir zuerst die Begattungserscheinungen bei Insekten. Bei vielen von diesen Tieren, besonders kurzlebigen oder solchen mit kurzer Phase der Geschlechtsreife kopulieren die Weibchen nur einmal im Leben und legen bald darauf befruchtete Eier ab. Doch bei manchen Insekten, z. B. bei der Bienenkönigin, kommt es vor, daß trotz einmaliger Kopulation der geschlechtsreife Zustand einige Jahre fortdauert und durch diese ganze Zeit die befruchteten Eier abgelegt werden; bei anderen Arten dagegen findet der Begattungsakt mehrmals im Leben statt, und zwar mit verschiedenen Männchen (Canthariden). Die Männchen der Insekten können meist mehrmals mit den Weibchen kopulieren. Die Begattung kann sich entweder am Boden, auf Pflanzen oder im Fluge vollziehen, wie es z. B. während des Hochzeitfluges bei Bienen, Wespen u. a. geschieht. Oft beginnt die Kopulation während der Ruhe und wird im Fluge fortgesetzt. Die Wasserinsekten begatten sich im Wasser, entweder beim

Tauchen (Fig. 26) oder sich auf Wasserpflanzen setzend. Die Begattung erfolgt in vielen Fällen bei Tage, bei den Bienen sogar in scharfen Sonnenstrahlen, bei Nachtkäfern, vielen Zweiflüglern (Dipteren), Nachtschmetterlingen abends, bei Carabiden in der Nacht.

Die Dauer der Begattung ist ebenfalls recht variabel. Bei den Fliegen, vielen Schmetterlingsgruppen ist die Kopulation augenblicklich erledigt, bei den Seidenspinnern zieht sie sich einige Stunden hin, die Käfer sieht man im Hochsommer oft einige Tage lang in Paaren vereinigt herumfliegen.

Beim Aufsuchen der Weibchen durch die Männchen soll der Geruchssinn eine wichtige Rolle spielen. Diese Tatsache wurde an Seidenspinnern experimentell festgestellt (Balbiani). Eine Anzahl von Männchen und Weibchen, welche eben Kokons verlassen hatten, wurde isoliert und jede Tierserie in Kartonkästchen mit beweglichen Deckeln gebracht. Von Zeit zu Zeit wurde der Deckel desjenigen Kästchens, in welchem sich die Weibchen befanden, über das Männchenkästchen herübergebracht. Befand sich solcher Deckel noch in gewisser Entfernung von den Männchen, so konnte man wahrnehmen, daß die Männchen in Unruhe gerieten und sich geradeso verhielten, als ob sie in der Nähe von Weibchen wären. Daß es sich hier um Geruchsempfindungen handelte, konnte man schon daraus schließen, daß die Reaktion auf die Annäherung solches Deckels nur bei Männchen mit unverletzten Antennen entstand. Wenn ihnen aber diese Geruchsorgane amputiert wurden, zeigten sie bei Annäherung des Weibchens bzw. des Deckels vom Kästchen, in welchem die Weibchen eingeschlossen waren, keine Erregung.

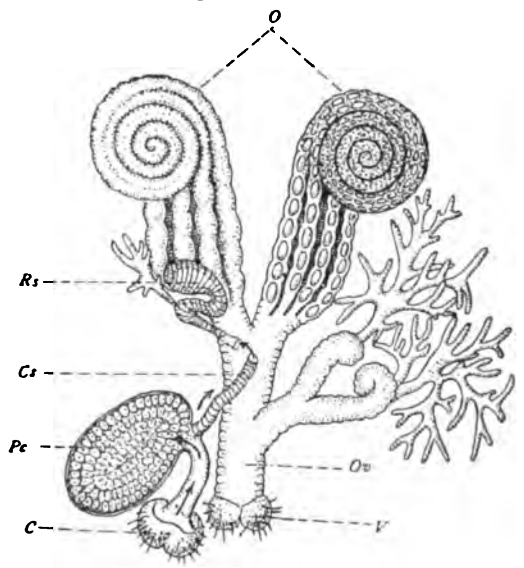


Fig. 27. Genitalorgane von Bombyx mori. *O* Ovarien, *Ov* Ovidukt, *Rs* Receptaculum seminis, *Cs* Kanal zwischen der Kopulationstasche und Scheide, *Pc* Kopulationstasche, *C* die Mündung des Genitalapparates zur Kopulation, *V* Scheidemündung. Nach Balbiani. Aus Henneguy.

Bei der Mehrzahl der Insekten besteigt das begattungslustige Männchen das weibliche Individuum und wird von ihm während der ganzen Begattung herumgetragen. Bei Schmetterlingen nähern sich die Männchen den Weibchen mit dem Hinterleib, wobei sie zitternde Bewegungen ausführen, sodann erfolgt die temporäre körperliche Vereinigung der Tiere mit ihren Körperenden, indem das Männchen sein Begattungsorgan in den Kopulationskanal des Weibchens einführt. Die Tiere werden jetzt mit den Hinterleibsenden verbunden. Nun besitzt das Schmetterlingsweibchen eine eigentümliche Einrichtung ihres Genitalapparates, so daß dieser mit zwei Öffnungen nach außen mündet (Fig. 27): die eine Öffnung liegt am Ende des Oviduktes, die andere am Ende des Kopula-

tionskanals. Durch die erstere werden die Eier abgelegt, durch die andere werden die Spermatozoen bei der Begattung in den Kopulationskanal eingeführt. Diese Spermatozoen gelangen durch den Begattungskanal in die Begattungstasche, welche durch einen besonderen Kanal (Canalis seminiferus) mit der Vagina kommuniziert, und dieser Kanal führt weiter bis in das Samenreservoir (Receptaculum seminis). Die Wände des Canalis seminiferus enthalten ein muskulöses Gewebe, vermittels dessen das Lumen des Kanals vollständig gesperrt werden kann. Während des Begattungsaktes ist dieser Kanal geschlossen, so daß sich die Samenfäden in der Begattungstasche ansammeln. Sodann öffnet sich der Kanal und die Spermatozoen können durch denselben in das Samenreservoir überwandern, indem sie die Scheide quer passieren. Die Befruchtung der Eier findet im Momente statt, als diese aus den Eileitern in die Scheide überwandern. Dieser ganzen Einrichtung kommt auch eine praktische Bedeutung zu. Es wurde nämlich festgestellt (Crivelli), daß die mit Pebrine infizierten Seidenwurmmännchen die Eier des Weibchens befruchten können, ohne die Pebrinekörperchen auf dieselben zu übertragen, so daß die Krankheit von dem Vater auf den Keim nicht übergeht. Es hat sich herausgestellt, daß der Samen sich während des Aufenthaltes in der Begattungstasche von den Pebrinekörpern befreit.

Wir können uns nicht länger bei verschiedenen Kopulationstypen der Insekten aufhalten (ich verweise im übrigen auf die schöne Monographie der Insekten von Henneguy), und werden noch als Beispiel der Begattung mit Immissio Penis die Kopulation bei Säugern kurz besprechen.

Die Stellung, welche die beiden Partner bei dem Koitus einnehmen, ist bei den Säugern mit einigen Ausnahmen die gleiche. Das Männchen besteigt das weibliche Individuum und umfaßt es mit den Vorderbeinen. Das Weibchen steht in der Regel während des Koitus, nur in seltenen Ausnahmen (z.B. *Viverra, Genetta*) legt es sich auf den Bauch und das Männchen tritt darüber hinweg (Gerhardt).

Der Begattungsprozeß wird durch den Erektionsakt des Penis eingeleitet. Bei der Erektion nimmt das männliche Geschlechtsglied an Volumen zu, seine Konsistenz wird fester, seine Gestalt und Stellung verändert sich und dadurch gewinnt der Penis die Eigenschaften, welche ihm gestatten, die weiblichen Schamlippen und die Scheide auseinanderzudrängen. Die Erektion wird hauptsächlich durch vermehrten Zufluß des Blutes durch die Arterien und behinderten Abfluß durch die Venen innerhalb des Schwellgewebes des Penis bewerkstelligt. Bei vielen Säugern (Pferd, Tapir, Mensch) erreicht die Erektion ihr Maximum schon vor dem Beginn der Begattung, bei anderen Tieren dagegen beginnt die Kopulation, wenn der Penis eben erst anfängt zu erigieren.

Bei dem Begattungsakte wird bei allen Säugern der Penis in die Scheide des Weibchens eingeführt, was bei Arten mit zulaufendem Penis (Katzen, Stier) am leichtesten geschieht. Im Penis findet sich bei gewissen Säugetieren der Penisknochen (*Rodentia, Carnivora, Chiroptera*), welcher die Rigidität des Kopulationsorganes erhöht, demselben eine schaufelförmige oder mandolinenartige

Gestalt verleiht und dazu dient, das Sperma möglichst weit in die Scheide zu bringen, endlich auch zur Erhöhung der Reizwirkung.

Nach Einführung des Begattungsorgans in die weibliche Scheide erfolgt der Ejakulationsprozeß des Samens (Nagel), wodurch das Sperma in die weibliche Scheide gelangt.

Bei den Nagern bildet sich in der weiblichen Scheide bald nach dem Kopulationsakt ein sog. Vaginalpfropf aus dem Sekrete der Samenblasendrüsen unter dem Einfluß eines dort enthaltenen Fermentes, der angeblich später noch durch das Sekret der Vaginaldrüsen verstärkt wird; er verschließt für eine Zeitlang die Vaginalöffnung und soll außerdem die Samenmasse in der Richtung gegen den Gebärmuttermund verschieben, indem er wie ein Pumpenstempel wirkt.

Die Befruchtung des Eies erfolgt bei Säugern gewöhnlich in den Eileitern, in welche die aus geborstenen Eifollikeln herstammenden Eier gelangen. Die Spermatozoen können in den weiblichen Genitalwegen oft längere Zeit verbleiben, ohne ihre Befruchtungsfähigkeit einzubüßen. Ihre Dauerhaftigkeit ist für das Zustandekommen der Befruchtung von größter Bedeutung, da die Eier oft nur in ansehnlichen Zeitabständen die Ovarien verlassen. Sehr interessant ist die Erscheinung, daß z. B. bei der Fledermaus die Begattung sich stets im Herbst vollzieht, die Ovulation hingegen erst im Frühjahr erfolgt, so daß die Samenfäden den ganzen Winter in befruchtungsfähigem Zustande in der Gebärmutter des Weibchens verharren.

Der Weg, welchen die Spermatozoen von der Scheide, in die sie injiziert wurden, in die Eileiter, wo die Befruchtung der Eier stattfinden soll, zurücklegen müssen, ist in Anbetracht der mikroskopischen Dimensionen der Samenfäden gewiß recht beträchtlich. Die Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen ermöglicht jedoch diese Leistung; ferner wirkt hier bewegungsrichtend der durch die Flimmerbewegung der Schleimhaut der Genitalorgane erzeugte Strom, und es scheinen außerdem chemotaktische Faktoren mit im Spiele zu sein. Der durch die Flimmerbewegung hervorgerufene Strom veranlaßt die Spermatozoen, welche, wie wir gehört haben, negativ rheotaktisch sind, sich stromaufwärts, also gegen die Eileiter zu bewegen. Die Forschungen über den Einfluß der Schleimhaut von Eileitern auf die Samenfäden ergaben, daß das Sekret dieser Bestandteile des Geschlechtsapparates positiv chemotaktisch wirkt, so daß ebenfalls die Spermatozoen in der Richtung ihrer Bewegungen orientiert werden.

Geschlechtsverhältnisse bei Hermaphroditen.

6. Geschlechtsverhältnisse bei hermaphroditischen Individuen. Ich habe bereits in dem Kapitel über Hermaphroditismus darauf hingewiesen, daß bei sehr vielen zwitterigen Tierformen Einrichtungen bestehen, welche der Selbstbefruchtung entgegenwirken. Die Zwitter können miteinander, ebenso wie gonochoristische Individuen kopulieren, wie wir es übrigens bei der Schilderung der Begattung bei Hirudineen gesehen haben, und Hermaphroditen mit gleichzeitig reifenden männlichen und weiblichen Gonaden können sich bei einem Begattungsakt gegenseitig befruchten. Einer solchen wechselseitigen Be-

fruchtung begegnen wir z. B. bei den bereits erwähnten Egelwürmern, bei vielen Turbellarien, bei Weinbergschnecken usw. Tritt dagegen die männliche und weibliche Geschlechtsreife bei einem und demselben Zwitterindividuum nicht gleichzeitig ein, so sucht sich ein männlich reifes Exemplar ein Individuum auf, welches eben als Weibchen funktionieren kann, so daß wir in solchem Fall nur mit einseitiger Begattung zu tun haben.

Selbstbesamung, Selbstbefruchtung, Selbstbegattung.

Bei einer Anzahl der Tierformen, sowohl aus dem Stamme der Würmer, wie der Tunicaten und Mollusken, ist die Selbstbesamung (Autogamie) möglich. Findet die Befruchtung außerhalb des Organismus statt (Ascidien), so werden die Geschlechtselemente aus dem Organismus entleert, und sodann erfolgt die Befruchtung. Die Selbstbefruchtung (Autofecondatio) kann durch die Selbstbegattung (Autocopulatio) eingeleitet werden, wie man das bei Distomeen beobachtet hat, bei denen der Penis sich direkt in die Uterusmündung hineinschiebt und hierauf der Samenerguß erfolgt (Zaddach). Bei Cestoden (Bandwürmern), welche bekanntlich aus einer oft recht beträchtlichen Anzahl von Gliedern (Proglottiden) bestehen, kann der Prozeß der Selbstbegattung (Autocopulatio) derart verlaufen, daß die einzelnen Proglottiden eines und desselben Exemplars miteinander kopulieren. Ein solcher Fall wurde bei *Anthobotrium musteli* beobachtet (Pintner), und zwar war es eine wechselseitige Selbstbegattung, da die Glieder sog. Proglottiden sich gegenseitig befruchten. Jedes Glied funktionierte also als männliches und zugleich als weibliches Wesen.

Einseitige Selbstbegattung kommt ebenfalls bei den Cestoden vor. Bei *Schistotaenia macrorhyncha*, einem in dem Schwimmvogel *Podiceps nigricollis* lebenden Bandwurm, vollzieht sich die Kopulation zwischen den älteren hinteren Proglottiden und den jüngeren vorderen. Die ersteren spielen die Rolle weiblicher, die letzteren männlicher Individuen. Da bei diesem Tier keine Vaginalöffnung existiert, dringt der Penis direkt in das Körperparenchym ein und erreicht das Receptaculum seminis.

Fertilität, Mehrgeburten bei Säugern.

7. Fertilität der Tiere und das Problem der Mehrgeburten bei Säugern. Anhangsweise seien mir noch einige Bemerkungen über die Frage der Fruchtbarkeit und der Mehrgeburten bei höheren Tieren gestattet. Das Fertilitätsproblem war bereits Gegenstand vielseitiger Forschungen und Erörterungen. Wir wissen, daß die Fortpflanzungskraft der lebenden Wesen sehr innig mit der Qualität der Tierspezies verknüpft ist, daß also die inneren Anlagen und überhaupt innere Faktoren eine Rolle spielen. Ich habe auch bereits erwähnt, daß man in der Zahl der erzeugten Geschlechtselemente, welche bei verschiedenen Arten so verschieden ist, eine Anpassungsform an die leichteren oder schwereren Befruchtungs- und Entwicklungsbedingungen erblicken könnte. Aber die Fertilität schwankt auch bei einer und derselben Tierart, je nach den Lebensbedingungen, inneren und äußeren Faktoren, wie individuelle Variabilität, Alter, Domestikation und Gefangenschaft, Ernährungsverhältnisse usw. In dieselbe Kategorie der Faktoren könnte auch der Einfluß der speziellen genetischen Bedingungen des Individuums eingerechnet werden. Es ist ferner allgemein bekannt, daß länger dauernde Inzucht, besonders nach einer Reihe von

Generationen, die Reproduktionskraft herabsetzt, daß aus Kreuzungen entfernter Typen sterile Bastarde hervorgehen. Dieses Erhöhen oder Herabsetzen der Fortpflanzungskraft wird herbeigeführt zum Teil durch Verlängerung bzw. Verkürzung der Reproduktionssaison, zum Teil durch Vermehrung bzw. Reduktion der Quantität der produzierten Geschlechtselemente. So wurde in der Tat experimentell nachgewiesen, daß z. B. durch entsprechende Lebensbedingung bei der Domestikation die Fertilität mancher Tierarten durch Verlängerung der Geschlechtssaison erhöht werden konnte. Anderseits ist nachgewiesen worden, daß aus bestimmten Kreuzungskombinationen hervorgegangene Bastarde absolut keine Geschlechtselemente produzieren. Wenn auch der Geschlechtstrieb bei solchen Tieren nicht beeinträchtigt erscheint, die Begattung anstandslos stattfinden kann und die Ejakulation des Samens sogar ganz normal erfolgt, so fehlen in der Samenflüssigkeit die Spermatozoen (Azoospermie), so daß infolgedessen die Befruchtung ausbleibt.

Wenn die niederen Tiere auf einmal eine größere Anzahl von Nachkommen erzeugen, so gehen diese in der Regel bekanntlich aus einer größeren Anzahl von Eiern hervor, deren jedes von einem besonderen Spermatozoon befruchtet wird. Nur in seltenen Fällen, wie bei manchen Insekten (*Encyrtus*) oder Würmern (*Lumbricus*) erfolgt die Teilung der sich entwickelnden Keime; diesen Prozeß der Polyembryonie haben wir bereits oben (vgl. S. 409) besprochen. Bei höheren Tieren, besonders bei Säugern, kommen bei fast allen Arten auch Mehrgeburten vor, in welchen auf einmal Zwillingsgebilde geboren werden. Es drängt sich zuerst die Frage nach der Genese der Zwillinge bei Säugetieren auf, und zwar ob jedes Individuum aus einem besonderen Ei entsteht oder ob sich mehrere Embryonen aus einem Ei bilden können. Diesbezügliche Untersuchungen haben ergeben, daß bei den meisten Arten für jeden Embryo ein besonderes Ei nötig ist, welches von einem besonderen Samenfaden befruchtet werden muß. Wir wissen, daß bei Säugetieren die Weibchen mit mehreren Männchen nacheinander kopulieren und deshalb wird man fragen müssen, ob alle Jungen, welche bei einer Mehrgeburt gleichzeitig geworfen werden, also Zwillinge oder Drillinge, stets von einem oder von verschiedenen Vätern herstammen. Die Möglichkeit der letzterwähnten Eventualität ergibt sich klar aus dem Umstand, daß eine Hündin von bestimmter Rasse, welche durch zwei Männchen von anderen verschiedenen Rassen gedeckt worden ist, gleichzeitig Nachkommen mit Merkmalen von verschiedener Rasse zur Welt bringt.

Bei den Primaten, besonders aber beim Menschen, werden oft auch Zwillings- und Drillingsgeburten getroffen. Bekanntlich entwickeln sich die Embryonen der höheren Wirbeltiere in den Embryonalhüllen (Chorion, Amnion), die zum Schutz des Embryos dienen. Wir unterscheiden zwei Kategorien von Zwillingsgebilden; die eine zeichnet sich dadurch aus, daß die Embryonen sich in besonderen Chorionhüllen entwickeln, und daß solche bichoriale Zwillinge beide von gleichem oder verschiedenem Geschlechte sein können, andere Kategorien bilden in einem gemeinsamen Chorion sich entwickelnde Mehrfachbildungen (monochoriale Zwillinge), welche stets von gleichem Ge-

schlechte sind. Letzteren Fall findet man als Regel bei den Edentaten, Dasypodiden, wie *Tatusia*, *Dasypus* usw. Bichoriale Embryonen entwickeln sich ohne jeden Zweifel aus besonderen Eiern, die von besonderen Samenfäden befruchtet worden sind, dagegen monochoriale gleichgeschlechtliche Gebilde finden ihre Erklärung nach der Mehrheit der Forscher in der Polyembryonie, d. h. daß sie aus einem Ei entstehen, das nur von einem Spermatozoon befruchtet worden ist. Der Keim hat sich also später in zwei oder mehr Keimanlagen geteilt (vegetative Vermehrung!) und dadurch sind mehrere Embryonen entstanden, da sich an einem gemeinsamen Keime mehrere Keimanlagen ausgebildet haben. An Edentatenembryonen durchgeführte Untersuchungen (Newmann, Patterson, Fernandez u. a.) scheinen für diese Hypothese Beweismaterial zu liefern, doch darf anderseits nicht verschwiegen werden, daß man in Ovarien von *Dasypus* (A. Rosner) mehreiige durch Verschmelzung aus eineiigen entstandene Eierfollikel gefunden hat und deshalb sich der Annahme nicht verschließen kann, daß monochorielle Mehrfachbildungen ihre Genese vielleicht mehreren aus einem Follikel herstammenden Eiern verdanken. Allerdings sind zur Begründung dieser Hypothese noch weitere Beweise an embryonalem Material nötig.

Allgemeines über Parthenogenese.

8. Fortpflanzung durch Parthenogenese. Bei der allgemeinen Besprechung des Begriffes der geschlechtlichen Fortpflanzung habe ich Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen, daß man die Fortpflanzung durch Parthenogenese in der Biologie als eine Abart der geschlechtlichen Zeugung auffaßt. Diejenigen Tierformen, welche sich parthenogenetisch fortpflanzen, zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Weibchen Eier erzeugen, welche sich ohne nachweisbare Anregung zu entwickeln vermögen, im Gegensatz zu anderen Formen der geschlechtlichen Zeugung, bei denen die Kopulation des Eies mit dem Spermatozoon eine unerläßliche Bedingung der Aktivierung der Entwicklungspotenz bildet. Von den Zoologen wird mit Recht die Parthenogenese erst allgemein als eine sekundär entstandene, dagegen die Befruchtung als primäre Form der Entwicklung betrachtet.

Parthenogenese wird bei vielen Würmern, besonders aus der Gruppe der Nematoden, bei Arthropoden, besonders bei sehr vielen Insekten und Crustaceen, wie Apus, Cladoceren, Cypriden usw. getroffen. Man unterscheidet mehrere Formen derselben:

Die exzeptionelle und fakultative Parthenogenese.

A. Die exzeptionelle Parthenogenese kommt entweder von Fall zu Fall vor oder kann fakultativ erscheinen. Diese Fortpflanzungsart wurde bei den Lepidopteren und besonders bei den Seidenspinnern noch gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts beobachtet. Selten ergibt sie normal gestaltete Individuen; gewöhnlich sistiert die Entwicklung auf frühen Stadien oder es schlüpfen schwächere Embryonen von geringerer Lebensfähigkeit aus den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern aus. Durch künstliche Eingriffe ist es möglich, den Prozentsatz der sich parthenogenetisch entwickelnden Embryonen zu erhöhen, doch wollen wir diesen Punkt, der schon ins Gebiet der künstlichen Parthenogenese gehört, hier nicht erörtern.

Zweifellos kommt die exzeptionelle Parthenogenese auch bei den See-

sternen vor, doch hier wird die Entwicklung ebenfalls bald sistiert, und zwar gewöhnlich auf ganz frühen Entwicklungsstadien.

Als Beispiel für fakultative Parthenogenese können die Bienen oder Wespen angeführt werden. Wir haben oben gesehen, daß das geschlechtlich entwickelte Bienenweibchen, Königin, während des Hochzeitsfluges begattet wird und daß ein Teil der durch die Königin abgelegten Eier in dem Geschlechtskanal durch das im Receptaculum seminis jahrelang aufbewahrte Sperma befruchtet wird. Jedoch fakultativ ist auch hier Parthenogenese möglich und besonderes Interesse verdient der Umstand, daß die unbefruchtet abgelegten Eier sich zu Männchen, Drohnen, entwickeln; die befruchteten dagegen Weibchen (Arbeiterinnen und Königinnen) ergeben. Alle Eier z. B., welche manchmal vor dem Hochzeitsflug abgelegt werden, ergeben stets männliche Individuen, da sie sich selbstverständlich parthenogenetisch entwickelten.

Man hat früher vermutet, daß auch bei den Wirbeltieren, besonders bei Vögeln, Parthenogenese fakultativ vorkommt. Im Lichte späterer Untersuchungen (Barfurth) hat sich diese Vermutung als irrtümlich erwiesen.

Konstante Parthenogenese.

B. Als konstante Parthenogenese wird diejenige Zeugungsform bezeichnet, bei der die Reproduktion stets ohne Befruchtung verläuft. In diesen Fällen erscheinen die männlichen Individuen als ganz entbehrlich und es sind uns besonders unter den Würmern Arten bekannt, bei denen bisher nur Weibchen beobachtet wurden. Diese von Siebold als Thelytokie bezeichnete Erscheinung ist jedoch unsicher, da man nie die Gewißheit haben kann, ob bei weiterem Fortschritt unserer Kenntnisse sich bei der gegebenen Art nicht auch noch Männchen finden lassen. Die Anzahl der Spezies, bei denen nur Weibchen bekannt sind, nimmt in der Tat mit dem Fortschritt unserer Kenntnisse ab. Anderseits kommt die geschlechtlich-biologische Bedeutung der Männchen wegen ihrer rudimentären Gestalt und starker Rückbildung auch in geschlechtlicher Hinsicht kaum in Betracht (*Adoxus vitis*). Die konstante Parthenogenese wurde bei einer Anzahl von Nematoden (wie *Rhabditis Schneideri*, *Cephalobus lentus*, *Macrolaimus crucis* u. a.) festgestellt (Maupas).

Pädogenese (larvale Parthenogenese).

C. Larvale Parthenogenese oder sog. Pädogenese nennen wir denjenigen Fortpflanzungstypus, bei welchem die zur Parthenogenese befähigten Eier im Innern des larvalen, also somatisch nicht voll entwickelten Organismus erzeugt werden und sich zu entwickeln beginnen, z. B. ein bei der Gallmücke *Cecidomyia* vorkommender Fall, wo die Fähigkeit zur Erzeugung von parthenogenetischen Eiern mit Viviparität verbunden ist, so daß sich im Innern der Larve Embryonen parthenogenetisch entwickeln, die wieder parthenogenetisch Eier produzieren. Bei der Trematode *Gyrodactylus elegans* können vier Generationen ineinander eingeschachtelt werden.

Begriff der zyklischen Parthenogenese.

D. Als zyklische Parthenogenese oder heterogonische Parthenogenese bezeichnen wir jene parthenogenetische Zeugungsform, welche in den aufeinander folgenden Generationen mit gewöhnlicher geschlechtlicher Reproduktion in gesetzmäßigem Rhythmus abwechselt. Die Form soll weiter unten näher besprochen werden.

Begriff der künstlichen Parthenogenese.

Alles hier über die Parthenogenese Gesagte bezieht sich auf sog. natürliche Parthenogenese, d. h. die in der Natur von selbst ohne Anwendung spezieller Experimentalkunst auftretende Form. Die durch künstliche Eingriffe an gewöhnlich befruchtungsbedürftigen Eiern herbeigeführte Parthenogenese wollen wir, da sie die Grundlage der modernen Anschauungen über die Entwicklungserregung bildet und alle diesbezüglichen Experimente mit der Theorie der Befruchtung im innigsten Zusammenhang stehen, zusammen mit dem Problem der Entwicklungserregung besprechen.

9. Kopulation der Geschlechtselemente, das Problem der Entwicklungserregung, künstliche Parthenogenese. Hat sich die Produktion der Geschlechtselemente, die auch Gameten genannt werden, vollzogen, so ist hiermit das Zeugungsgeschehen nicht abgeschlossen. Die dem Zellelemente potentiell inhärente Bildungspotenz muß ausgelöst werden, was durch den Befruchtungsprozeß der Geschlechtszellen bewirkt wird.

Dieses sich morphologisch in der Kopulation der Sexualelemente äußernde Geschehen ist für den Zeugungsprozeß in biologischer Hinsicht von doppelter Bedeutung. Es handelt sich nämlich hier um Erregung des Entwicklungsprozesses, eine direkt zu dem Fortpflanzungsprozeß gehörende Erscheinung, da ohne dieses Geschehen der Reproduktionsprozeß unmöglich ist; ferner um Zusammentreten der Eigenschaften (bzw. „Anlagen") von beiden Eltern. Hier soll uns nur die erste Erscheinung, d. i. die der Entwicklungserregung, interessieren, das Vererbungsproblem wird in einem der weiteren Kapitel dieses Werkes seine Besprechung finden. (Vgl. den zweiten Artikel Johannsen.) Der Prozeß der Befruchtung muß hier nicht vom morphologischen Standpunkte, sondern mehr vom allgemein biologischen als Auslösung der entwicklungserregenden Momente betrachtet werden. Von morphologischen Tatsachen werden wir nur die allerwichtigsten hervorheben.

Allgemeines über Befruchtung bei Protozoen.

Die Befruchtung findet sowohl bei Protozoen als auch bei Metazoen statt. In der Protozoenwelt unterscheidet man zwei Haupttypen der Befruchtung: durch Kopulation und durch Konjugation. Ist der zur Befruchtung führende Vorgang eine vollständige Verschmelzung der beiden beteiligten Individuen, so sprechen wir von Kopulation, wenn sich hingegen die beiden Individuen nur temporär vereinigen, um inzwischen ihre Kernsubstanz auszutauschen, so spricht man von Konjugation.

Der Befruchtungsvorgang kann entweder zwischen zwei ganzen Protozoenindividuen stattfinden oder diese liefern erst durch Teilungen und entsprechende Umgestaltungen die hierzu befähigten protozoalen Individuen; solche Elemente nennt man Gameten. Sowohl die Kopulation als auch die Konjugation kann entweder zwischen zwei gleichartigen Gameten oder zwischen zwei in Größe, Bau oder sonstigen morphologischen Eigentümlichkeiten sich voneinander unterscheidenden Individuen stattfinden. Im ersteren Fall spricht man von isogamer Kopulation bzw. Konjugation, im letzteren von anisogamen Prozessen.

Trotz der Mannigfaltigkeit der Kopulationsprozesse bei Protozoen besteht im Grunde genommen das Wesen dieser Vorgänge in einem Verschmel-

zungsakte, indem aus zwei Kernen ein einheitlicher Kern resultiert und die Plasmaleiber der beiden Individuen sich zu einem neuen einheitlichen morphologischen Individuum vereinigen. Dieser Prozeß hat auch mit der Befruchtung bei Metazoen bedeutend mehr Ähnlichkeit als die Konjugation, bei welcher die Gameten sich nur vorübergehend vereinigen, ihre Kernsubstanz austauschen und sich dann wieder trennen. Die morphologischen Vorgänge sind hier zwar oft recht kompliziert, doch kommen sie an dieser Stelle wenig in Betracht.

Befruchtung bei Metazoen.

Die morphologischen Vorgänge bei der Befruchtung der Metazoen können direkt bei sog. künstlicher Befruchtung beobachtet werden. Ein klassisches Material, welches sowohl in vivo, als auch an Schnittpräparaten untersucht wurde, und an welchem auch der größte Teil der Experimente über Entwicklungserregung ausgeführt wurde, bilden die Seeigeleier. Der Verlauf des Befruchtungsprozesses läßt sich folgendermaßen kurz schildern: Das Spermatozoon, welches in die Nähe des Eies gelangt ist, dringt in das Eiinnere hinein, und zwar indem zuerst sich das vordere spitze Ende einbohrt, hierauf das Mittelstück mit dem Centrosom nachfolgt und hierbei nach der Ansicht der Mehrzahl der Autoren, der Geißelfaden von dem eingedrungenen Teil des Spermatozoons abbricht und zurückbleibt, worauf man sofort an der Eioberfläche eine Erhebung der sog. Dottermembran bemerkt. Gleich unter der Oberfläche des Eies führt das Spermatozoon eine Drehung aus, so daß jetzt das Vorderstück gegen die Eioberfläche gerichtet, das Mittelstück des Samenfadens mit seinem Centrosom gegen den Eikern gewendet erscheint. Im Ooplasma entsteht jetzt eine Strahlung, welche auf das mit den Spermatozoon eingeführte Centrosoma gerichtet ist. Diese für die eingeleitete Entwicklungserregung charakteristische Strahlung nennt man Astrosphäre. Das Centrosom geht dem Spermakern, den wir jetzt als männlichen Vorkern (Pronucleus) bezeichnen, voran und nähert sich dem weiblichen Vorkerne. Nun erfolgt die Verschmelzung der Kerne (Karyogamie) zu einem einheitlichen Furchungskern; das Spermacentrosom teilt sich nun mit seiner Strahlung und zwischen den zwei so entstandenen Centrosomen erscheint die karyokinetische achromatische Spindel, die Membran des Furchungskernes wird aufgelöst, die Chromosomen gelangen in die Furchungsspindel, und so beginnt die Karyokinese, welche zwei Blastomeren ergibt. Hierdurch wird die sich in Teilungen äußernde Entwicklung in Gang gesetzt. (Näheres findet der Leser in dem von O. Hertwig redigierten Bande der Kultur der Gegenwart: Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte. II. Zoologischer Teil.)

Nachdem das eine Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, können andere Samenfäden nicht mehr eindringen. Es kommt aber oft vor, daß zwei Samenfäden gleichzeitig in das Ei eindringen und zwei Spermatozoenkerne mit dem Eikern kopulieren. Man spricht in diesem Fall von Polyspermie. Der sich entwickelnde Keim stammt eigentlich von zwei Spermatozoen bzw. zwei Vätern her. Die normale Entwicklung ist in diesem Fall äußerst selten (Boveri). Bei Amphibien können sogar Larven aus der polyspermischen Befruchtung sich entwickeln (Brachet, Herlant), deren Kerne teilweise vom Verschmelzungskern, teilweise von lauter männlichen Kernen herstammen.

Das Problem der Entwicklungserregung.

Es muß jetzt aber die Frage aufgeworfen werden, was eigentlich das Wesen der während der Befruchtung aktivierten Entwicklungserregung ausmacht. Es ginge weit über den Rahmen unseres Kapitels hinaus, wenn ich hier den Verlauf der bisherigen Forschungen auf diesem Gebiete schildern wollte, und ich möchte mich nur auf die Bemerkung beschränken, daß in diesen Untersuchungen vor allem die morphologische Seite des Problems, die immer zuerst in die Augen fällt, berücksichtigt wurde. Eine Zeitlang schrieb man besondere Bedeutung der Ergänzung des Eies durch das vom Spermatozoon eingeführte wirksame Centrosom zu, aber die modernen Forschungen lassen immer mehr die Ansicht begründet erscheinen, daß die morphologischen Erscheinungen nur den Ausdruck der sich im Innern des Keimes abspielenden chemischen Veränderungen bilden und daß man die Lösung des Problems der Entwicklungserregung auf einem anderen Wege anstreben müsse und nicht auf morphologischem Gebiete suchen dürfe.

Das leitende Prinzip der modernen Forschungen über Entwicklungsreiz.

In den modernen Untersuchungen über die Entwicklungserregung durch Befruchtung gingen die Forscher von der Voraussetzung aus, daß das Material zur Analyse der kausalen Momente dadurch geliefert werden könnte, daß es gelänge, an einem unbefruchteten Ei die Entwicklung künstlich hervorzurufen, und zwar in der Art, daß deren Verlauf den normalen, durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklungsvorgängen möglichst nahe komme, wobei man sich aber solcher Mittel bediente, die einer genaueren Analyse zugänglich wären.

Künstliche Parthenogenese.

Die Erscheinung der sog. künstlichen Parthenogenese erwies sich dazu als besonders geeignet, denn das Wesen dieses Vorganges besteht in künstlicher Anregung solcher Eier, welche in gewöhnlichen Verhältnissen erst durch Befruchtung mit dem Spermatozoon zur Entwicklung gebracht werden können, durch gewisse äußere Faktoren zur Aktivierung ihrer Entwicklungsfähigkeit.

Es ist heutzutage unmöglich, über das Problem der Entwicklungserregung und der künstlichen Parthenogenese zu sprechen, ohne den Namen des großen amerikanischen Forschers Jacques Loeb zu erwähnen, da wir seinen unermüdlichen Studien und seinen genialen Ideen bahnbrechende Entdeckungen verdanken.[1] Die wichtigsten diesbezüglichen Versuche wurden an Echinideneiern gemacht, doch überzeugte man sich im Laufe der weiteren Forschungen, daß die Erscheinung der künstlichen Parthenogenese in der Natur bedeutend mehr verbreitet ist, als man früher vermutet hat; es gelang nämlich bei einer ganzen Reihe von Tieren (bei anderen Echinodermaten, Würmern, Mollusken, sogar bei Wirbeltieren) unbefruchtete Eier künstlich zur Entwicklung anzuregen. Zu Anfang dieses Jahrhunderts gelang es, an einem großen oder kleineren Prozentsatz von unbefruchteten Eiern durch Exposition im Seewasser, dessen Zusammensetzung durch Zusatz von verschiedenen Salzen etwas verändert war, die Furchung hervorzurufen, bei einer geringen Anzahl brachte man die Entwicklung

1) Hier können nur allerwichtigste und heutzutage in der Wissenschaft geltende Forschungsresultate auf diesem Gebiete in aller Kürze skizziert werden. Ich verweise sonst auf das schöne Buch von J. Loeb: „Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies", in welchem sowohl die Geschichte als auch die Experimente genau geschildert sind.

sogar bis zum Pluteusstadium. Man dachte anfangs bei Betrachtung der hier wirksamen Momente an den spezifischen Einfluß der Ionen, später führte man jedoch die Entwicklungserregung auf die Wirkung des veränderten osmotischen Druckes des umgebenden Mediums zurück. Die Verwertung dieser Versuchsresultate für die Erklärung der Faktoren, welche bei der spermatozoalen Befruchtung ins Spiel kommen, scheiterte jedoch zuerst daran, daß eine nur verhältnismäßig kleine Anzahl der Keime bei dieser Behandlung etwas vorgeschrittenen Entwicklungsgrad erreichten, ferner daß die Entwicklung in etwas anderer Weise als nach normaler Befruchtung verlief. Auch die weiteren Resultate der Untersuchungen über künstliche Parthenogenese könnten mit diesen Hypothesen nicht in Einklang gebracht werden.

J. Loebs verbesserte Methode der künstlichen Parthenogenese.

Da brachte J. Loeb um die Mitte des vorigen Dezenniums eine neue verbesserte Methode der künstlichen Parthenogenese, durch welche eine ganze Reihe von Nachteilen der früher angewandten Prozeduren beseitigt wurde. Bei den früher angewandten Methoden verlief die Entwicklung ohne Bildung der Dottermembran, die Furchung verlief unregelmäßig, die Mortabilität der Keime bzw. die Hemmung der Entwicklung war zu häufig. Alle diese Mißstände wurden durch Loeb auf diese Weise behoben, daß unbefruchtete Echinideneier bei ca. 16° C für 1—3 Minuten in eine Mischung von ca. 50 ccm Seewasser mit Zusatz von 2,8 ccm einer einbasischen Fettsäure (Essig-, Propion-, Butter- oder Valeriansäure) gebracht und sodann in gewöhnliches Seewasser übertragen wurden. Sie bildeten hier die Dottermembran, die sich von der normalen, durch Befruchtung hervorgerufenen Membran in nichts unterschied. Doch solche sich in künstlicher Weise mit Membran überziehende unbefruchtete Eier entwickeln sich (besonders in der Zimmertemperatur) nicht, sondern bilden nur die Astrosphären, höchstens zwei oder vier Furchungszellen, Blastomeren, und zerfallen in ganz charakteristischer Weise; diesen Prozeß des Zerfalls nennt man Cytolyse des Eies. Der durch Exposition in fettsäurehaltigem Seewasser veranlaßte Prozeß der Membranbildung, die Entstehung der Astrosphären im Ei, ev. der Beginn der Furchung beweist, daß die Entwicklung des Eies zwar in Gang gesetzt worden ist, daß jedoch ein bald darauf einsetzender Zerfallsprozeß dem Leben des Eies ein Ende bereitet.

Der Experimentalkunst Loebs gelang es, diesen Zerfallsprozeß aufzuheben und auf diese Weise die Störungen der Entwicklung zu beseitigen. Dahin führen zwei Wege:

1. Eier mit künstlich hervorgerufener Membranbildung wurden entwicklungshemmenden Bedingungen ausgesetzt, und zwar indem man durch die Kulturgläser Wasserstoff durchleitete, oder sie in cyankaliumhaltiges Seewasser übertrug. In diesen beiden Fällen äußert sich die Wirkung des Sauerstoffmangels. Auf welche Weise die Erholung des durch Fettsäurewirkung geschädigten Eies erfolgt, ist schwer mit Bestimmtheit zu entscheiden, doch erscheint die Hypothese nicht unbegründet, daß das Ei sich durch Hydrolyse gegewisser schädlicher Stoffe entledigt und sich infolgedessen ohne weitere Störung entwickeln kann.

2. Das Eintreten der Cytolyse nach der Membranbildung kann man noch leichter beseitigen, indem man das Ei mit hervorgerufener Membran in eine hypertonische Lösung bringt und der Wirkung derselben eine Zeitlang aussetzt. Auf Grund besonderer Experimente gelangte Loeb zu der Überzeugung, daß die Wirkung der hypertonischen Flüssigkeit chemischen Charakter hat, daß also dadurch gewisse chemische Reaktionen im Ei hervorgerufen werden. Wenn man noch in Betracht zieht, daß das Ei vor der Cytolyse nur durch solche hypertonische Lösungen gerettet wird, welche sauerstoffhaltig sind, so geht daraus hervor, daß die Wirkung der hypertonischen Lösungen mit den Oxydationsvorgängen im Inneren des Eies im Zusammenhang steht und dieselben wahrscheinlich gewissermaßen reguliert.

Die so behandelten Eier der Echiniden entwickeln sich ganz normal und der größte Teil der Keime (in den Experimenten von Loeb oft ungefähr 100 Prozent) erreicht das Pluteusstadium, also die Entwicklung geht ebenso weit, wie wir sie bei gewöhnlichen Kulturen bei diesen Tieren ebenfalls führen können.

Analyse der durch Loebs Methode gewonnenen Resultate.

Die Resultate, zu welchen man auf Grund der Forschungen über die künstliche Parthenogenese gelangt, kann man folgendermaßen kurz zusammenstellen: Der Prozeß, welcher sich durch künstliche Membranbildung äußert, genügt, um die Entwicklung in Gang zu setzen; aber hierdurch wird das Ei gleichzeitig in seiner Entwicklung geschädigt, so daß es bald an Cytolyse zugrunde geht. Durch zwei Verfahren kann das Ei von dieser schädlichen Nebenwirkung befreit und zur weiteren Entwicklung angeregt werden, und zwar indem man es entweder auf zwei bis drei Stunden in eine Lösung bringt, in welcher durch Hemmung der Oxydationsvorgänge dem Ei Gelegenheit gegeben wird, die schädlichen Substanzen zu zerstören, oder indem man ein solches Ei der Wirkung hypertonischer, sauerstoffhaltiger Lösungen eine Zeitlang aussetzt. Die Wirkung dieser Lösung besteht in letzterem Falle darin, daß sie den Verlauf der durch die membranbildenden Substanzen in Gang gesetzten Oxydationsprozesse gewissermaßen rektifiziert und durch diese Modifikation den normalen Gang der Entwicklungsvorgänge bedingt.

Aus diesen Erörterungen ist ersichtlich, daß in der künstlichen Entwicklungserregung sich zwei Hauptprozesse feststellen lassen: Die Hervorrufung der Befruchtungsmembran und die Regulierung der im ersten Akt bereits angeregten Entwicklung.

Die weiteren Studien über den ersten Akt, d. i. die Hervorrufung der Dottermembran, ergaben, daß eine ganze Reihe von Stoffen die Dottermembranbildung veranlaßt. Gewisse spezifische Stoffe, wie Saponin, Digitalin usw., die fettlösenden Substanzen, wie Chloroform, Xylol, Benzol usw., destilliertes Wasser, die Wirkung der Wasserstoffionen, das Blutserum fremder Tierspezies, das sind alles Substanzen, durch welche die Eier zur Membranbildung angeregt werden können. Wir wissen aus der allgemeinen Biologie und der Hämatologie, daß diese Substanzkategorien die Eigentümlichkeit besitzen, die Hämolyse, d. i. den Zerfall der roten Blutkörperchen, hervorzurufen. Berücksichtigt man weiter, daß das morphologische Bild der Membranbildung dem Anfangsstadium der

Hämolyse vollkommen entspricht, so kann aus diesen Tatsachen der Schluß gezogen werden, daß diesen beiden Prozessen der Hämolyse und der Dottermembranerzeugung die nämlichen Elementarerscheinungen zugrunde liegen. Den ganzen Mechanismus dieser Vorgänge könnte man sich nach diesen Anschauungen so vorstellen: Das Protoplasma des Eies kann man entweder als eine Emulsion von Eiweiß in einem relativ festen Lipoid oder als eine lose chemische Verbindung von Lipoid und Eiweiß auffassen. Die künstliche Zerstörung dieser Emulsion bzw. die künstliche Trennung dieser losen chemischen Verbindung wird den Plasmazerfall, die Cytolyse, herbeiführen, da das Eiweiß dadurch quellbar gemacht wird. Der Vorgang der Quellung kann an den oberflächlichen Eischichten bei der Membranbildung sogar direkt beobachtet werden.

Die Oxydationsprozesse bei dem Vorgang der Entwicklungserregung.

Hand in Hand mit dem Prozeß der Membranbildung beginnen im Innern des Eies die Oxydationsprozesse. Sie werden durch die nämlichen Mittel, welche die Membran erzeugen, ausgelöst, so daß die Bildung der Dotterhaut eigentlich nur als Ausdruck dieser inneren Vorgänge aufzufassen ist. Daß es in der Tat oxydative Vorgänge sind, welche hier eingeleitet werden, und in ihrem weiteren Verlauf das Ei zerstören, geht auch aus der Beobachtung hervor, daß durch Abschluß des Sauerstoffzutrittes diese Zerfallsprozesse aufgehalten werden können.

Wir haben gehört, daß man künstlich (durch Erschwerung der Oxydation oder Behandlung der Eier durch hypertonische sauerstoffhaltige Lösungen) das Ei vor Zerfall retten kann. Was für ein Mechanismus ist hier wirksam? Im Lichte der in Rede stehenden, heute wohl mit Recht in der Wissenschaft eingebürgerten Hypothese, erfolgt in diesem zweiten Akte des entwicklungserregenden Prozesses die Regulierung der Oxydationsvorgänge, welche bisher in falschen Bahnen verliefen. Durch Rektifikation der Oxydationsvorgänge kann man veranlassen, daß die Entwicklung regelmäßig vor sich geht; die Oxydationsvorgänge werden jetzt die Transformation des Protoplasmas zur Kernsubstanz zur Folge haben.

Durch direkte Beobachtung der Entwicklungsvorgänge kann man sich überzeugen, daß die absolute Quantität der Kernsubstanz (im ganzen Keim berechnet) im Laufe der Entwicklung rasch zunimmt. Besondere Untersuchungen (Godlewski) haben ergeben, daß bis zum ungefähr 64-Zellenstadium die Kernsubstanz zunimmt, sodann bis zum Blastulastadium an Chromatinsubstanz bereichert wird. In Anbetracht dessen, daß das Ei kein Material von außen her bezieht, muß dieser Vorgang auf inneren Umwandlungen beruhen. Die Nukleinsäure nimmt, wie spezielle Forschungen festgestellt haben (Masing) in den Keimen in diesen Stadien nicht zu. Die Nukleinsäure wird also nicht neu synthesiert, ihr Vorrat war im Protoplasma des Eies bereits enthalten, wurde jetzt nur weiter verarbeitet, in den Bereich der Kernterritorien einbezogen und später in Chromatin umgewandelt.

Wenn wir jetzt die Entwicklungserregung, die den gewöhnlichen Befruchtungsvorgang auslöst, ins Auge fassen, so können wir auch dort dieselben zwei Akte unterscheiden: die Erzeugung der Dottermembran, durch welche die Oxy-

dationsprozesse eingeleitet werden, und die Transformation des im Plasma enthaltenen Materials in Kernsubstanz, welche als Ausdruck der bereits rektifizierten, früher in unrichtigen Bahnen verlaufenden Oxydationsvorgänge aufzufassen ist. Diese beiden Prozesse wurden durch die mit dem Spermatozoon eingeführten Substanzen ausgelöst. Man muß annehmen, daß im Spermatozoon zwei wirkende Agenzien für die Entwicklungsanregung von Bedeutung sind, welche katalytischen Charakter haben. Eines von ihnen ist ein Lysin, also eine hydrolytisch wirkende Substanz, unter dessen Einfluß der cytolytische Prozeß an der Eioberfläche ausgelöst wird. In neuester Zeit hat sogar Robertson diese Substanz aus dem Sperma und Blutserum isoliert und dieselbe als Oocytin bezeichnet. Das Oocytin hat nach Robertson keinen fermentativen Charakter, kann aber im Ei Cytolyse hervorrufen. Die dieser Cytolyse zugrunde liegenden Oxydationsvorgänge verlaufen in unrichtigen Bahnen, so daß sie bei ungehindertem Verlauf das Ei zugrunde richten müßten. Das Spermatozoon enthält aber auch einen anderen Stoff, welcher auf das mit Membran bedeckte Ei in ähnlicher Weise wie die hypertonische Lösung bei der künstlichen Parthenogenese wirkt, und zwar indem es die oxydativen Vorgänge rektifiziert und den zweiten Akt der Entwicklungserregung, d. i. die Transformation der plasmatischen Substanzen in Kernsubstanz, auslöst.

Die Verwertung der durch Versuche über künstliche Parthenogenese gewonnenen Prinzipien für Erklärung der normalen Befruchtung.

Ich muß aber hier bemerken, daß diese zweite Substanz für verschiedene Tierarten auch spezifisch verschieden sein muß. Bei der Befruchtung mit fremdartigen Spermatozoen gelingt es ev., bei gewissen Kombinationen des Versuchsmaterials nur die erste Phase der Entwicklungserregung auszulösen: das Ei erzeugt die Dottermembran, fällt jedoch bald der Cytolyse anheim. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß das fremdartige Spermatozoon das zur Auslösung der Cytolyse nötige Lysin enthält, jedoch des für die Regulierung der Oxydation nötigen Enzyms entbehrt, so daß das Ei zugrunde geht. Die Wirkung des zweiten spezifischen Stoffes kann ev. durch hypertonische Lösungen ersetzt werden. Die durch fremdes Sperma zur Membranbildung angeregten Eier können sich nach der Behandlung mit hypertonischer Lösung weiter entwickeln. Leider ist die Isolierung der beim Prozeß der Oxydationsregulierung postulierten Enzyme bisher noch nicht gelungen.

Die von mir in Grundzügen geschilderte biochemische Hypothese der Entwicklungserregung von J. Loeb darf unter allen diesbezüglichen Ansichten als die bestbegründete gelten. In der von diesem Forscher angebahnten modernen Richtung werden die Forschungen fortgeführt.

Künstliche Parthenogenese bei Wirbeltieren

Bei Wirbeltieren hat neuerlich Bataillon (S. 327) Experimente über künstliche Parthenogenese angestellt. Bataillon hat die aus dem Eierstock entnommenen Eier mit einer Glas- oder Platinnadel angestochen, so daß ganz kleine Extraovate an der verletzten Stelle entstanden sind. Sodann begann die Furchung und die weitere Entwicklung, welche in manchen Fällen sogar die Larven und auch metamorphosierte Tiere ergeben hat. Das Anstechen der Eier, welche im Blut eingetaucht waren, ergab noch günstigere Resultate. Bataillon glaubt, daß hier die Verletzung des Eies als solche zur Entwicklungsanregung nicht aus-

reicht, daß in denjenigen Fällen, in denen die Entwicklung spätere Stadien erreichte, die Verletzung „durch eine Einimpfung des nukleären Materials kombiniert wird".

Die Blutkörperchen bzw. andere wandernde Elemente, welche die das Ei umgebende Gallerte passieren, können beim Anstechen des Eies in dessen Inneres durch die Operationsnadel hineingebracht werden. Durch solche Spuren des Blutes oder andere morphologische Zellelemente, welche in das Ei eingeführt werden, kann nach Bataillon die Embryogenese veranlaßt werden.

Bei der Interpretation der ganzen Erscheinung unterscheidet der französische Forscher zwei Phasen. In der ersten sog. Aktivierungsphase soll die erste Anregung zur Entwicklung gegeben werden, dabei werden auch die Oxydationsvorgänge ausgelöst; dabei soll die Elimination gewisser entwicklungshemmender Substanzen stattfinden. In der zweiten Phase soll sich nach Bataillon sog. Karyokatalyse vollziehen, bei welcher ein katalytischer, kernartig organisierter Stoff eingeführt werden muß. Auch während der spermatozoalen Befruchtung soll nach Bataillon die Aktivierung, welche in dem Eliminationsvorgang besteht, und Karyokatalyse stattfinden, bei welcher wieder katalytische Stoffe durch den eingeführten Spermakern geliefert werden.

Ich kann hier auf die genaue Analyse dieser Hypothese nicht eingehen, möchte aber darauf hinweisen, daß gewisse Unterschiede von der Loebschen Auffassung auch durch Verschiedenheit des Materials gerechtfertigt sein können.

10. Heterogene Befruchtung, Antagonismus fremdartiger Spermatozoen. Anhangsweise möchte ich noch einige Bemerkungen dem Problem der sog. heterogenen Befruchtung widmen, da diese Erscheinung im innigsten Zusammenhang mit dem Problem der künstlichen Parthenogenese und der Physiologie der Entwicklungserregung steht.

Begriff der heterogenen Befruchtung.

Unter dem Namen der heterogenen Befruchtung versteht man den Prozeß der Befruchtung der Eier durch die Spermatozoen anderer Tierklassen. Es ist allgemein bekannt, daß in der Regel die Eier sich nur von arteigenen Samenfäden zur Entwicklung anregen bzw. befruchten lassen. Werden z. B. die Eier der Echiniden und Asteriden unter gewöhnlichen äußeren Bedingungen im Seewasser zusammengebracht, so sammeln sich allenfalls diese Samenfäden in dichten Scharen um die fremdartigen Eier herum, sie können jedoch nicht in das Innere der Eier eindringen, die Eier bilden auch keine Dottermembran, bleiben unbefruchtet und entwickeln sich trotz der Gegenwart der Spermatozoen nicht.

Experimente über heterogene Befruchtung.

Pionierarbeiten auf dem Gebiete der Hervorrufung solcher heterogenen Befruchtung verdankt die Biologie ebenfalls Jacques Loeb. Indem er nun in seinen Experimentenserien von der Voraussetzung ausging, daß die Möglichkeit des Eindringens der Samenfäden in die Eier nicht nur von der inneren Beschaffenheit der Geschlechtselemente, sondern auch von der Natur des die Geschlechtselemente umgehenden Mediums abhängt, so versuchte er, durch künstliche Modifikation der Zusammensetzung des Seewassers die heterogene Befruchtung zwischen Echinideneiern und Asteriassamen anzustellen, und gelangte wirklich zu positiven Resultaten durch Erhöhung der Hydroxylionen-

konzentration im Seewasser. Es tritt nämlich in der Tat die Befruchtung der Echinideneier durch Sperma von *Asterias* ein, wenn man dem normalen Seewasser, in welchem die Kreuzbefruchtung vorgenommen wird, ein wenig Natronlauge (NaOH) (z. B. ca. 1 ccm $^1/_{10}$ normaler Natronlauge auf 100 ccm Seewasser) zusetzt. Die Eier bilden in diesen Verhältnissen nach kürzerer oder längerer Zeit die Dotterhaut, sodann begann die normale Entwicklung, welche der Mutter ähnliche Plutei ergab. Ähnlichen Erfolg hatten Versuche mit Ophiuridensperma und Echinideneiern.

Mit Hilfe der oben angegebenen Loebschen Methode gelang sogar eine Befruchtung der Echinideneier mit Comatulidensperma (Godlewski); ja, es wurden später auch andere Kreuzungskombinationen versucht, z. B. die Eier der Echiniden wurden durch das Sperma der Molluske *Mytilus* befruchtet (Kupelwieser). Aus weiteren Untersuchungen bezüglich der Frage, ob die Erhöhung der Hydroxylionenkonzentration auf die Eier oder auf die Spermatozoen wirkt, ergab sich eine stärkere Beeinflußbarkeit der Eier, während die Samenfäden bedeutend weniger dabei beeinflußt zu werden brauchen.

Neuerlich wurden Versuche mit heterogener Befruchtung von Echinideneiern durch das Sperma der Annelide *Chaetopterus* angestellt. Man gelangte hier zu dem interessanten Resultate über das Verhältnis des Echinidenspermas zum Samen des Wurmes: man fand nämlich, daß das Sperma der Annelide *Chaetopterus* sogar in gewöhnlichem Seewasser in jedes Echinidenei eindringt, die Dottermembranbildung hervorruft, ohne jedoch die weitere Entwicklung auszulösen.[1]) Obwohl man nun selbstverständlich mit dem Echinidensperma ebenfalls die Befruchtung der arteigenen Eier mit darauffolgender Membranerzeugung veranlassen kann, so fand man (Godlewski), daß einem Gemisch von Sperma von *Chaetopterus* mit Echinussperma die Fähigkeit nicht zukommt, die Echinideneier zur Entwicklung bzw. Membranbildung anzuregen, woraus zu schließen ist, daß die entwicklungserregende Tätigkeit des Chaetopterusspermas in bezug auf die Echinideneier der gleichen Wirkung des Echinidenspermas entgegenarbeitet und umgekehrt. Diese antagonistische Wirkung kommt, wie es scheint, auch anderen Körpersäften derselben Tierformen zu; für das Blut wurde dies z. B. sicher festgestellt.

Antagonismus der fremdartigen Spermas.

Die die Befruchtungsfähigkeit aufhebende Wirkung des fremdartigen Spermas bzw. Blutes äußert sich in der Beeinflussung sowohl der männlichen, im Spermagemisch vorhandenen Geschlechtselemente als auch der in diesem Gemisch behandelten Echinideneier.

Es ist aber beachtenswert, daß die erwähnte Eigenschaft eines solchen Spermagemisches sich nur in ihrer Einwirkung auf unbefruchtete Eier äußert, und daß vorher befruchtete Eier unter dem Einfluß der Spermagemische nicht

1) Um das Ei vor dem Zerfall zu retten, kann man es, wie bei der verbesserten Loebschen Methode der künstlichen Parthenogenese, mit hypertonischer Lösung behandeln — bei dieser bereits von Kupelwieser bei den Kreuzungen mit *Mytilus* angewandten Methode von Loeb kann es nach der Befruchtung mit Chaetopterussperma Plutei ergeben.

leiden, sondern sich in Seewasser, welchem ein solches Gemisch zugesetzt wurde, ungestört entwickeln.

Diese Versuchsresultate bestätigen die Loebsche Anschauung über die cytolytische Natur des Prozesses der Dottermembranbildung. Wir haben hier nämlich Analogie mit den auf dem Gebiete der Blutlehre (Hämatologie) bekannten Erscheinungen. Wir haben bereits oben gesehen, daß fremdartiges Blutserum die Hämolyse hervorrufen kann. Nun wurde es festgestellt (Buchner, P. Müller), daß bei der Einwirkung eines Gemisches von zwei Blutsera die Hämolyse ausbleibt, obschon jedes von ihnen, getrennt wirkend, die Zerstörung der roten Blutkörperchen hervorruft. Die Analogie mit der früher geschilderten Erscheinung liegt auf der Hand, denn auch hier sehen wir, daß jedes Sperma für sich die oberflächliche, sich durch Membranbildung äußernde Cytolyse hervorruft, während bei gleichzeitiger Einwirkung dieser Effekt infolge des im Gemisch entstehenden Antagonismus ausbleibt.

Analogie mit den hämatologischen Tatsachen.

III. Kombinierte Fortpflanzungstypen: Heterogonie, Metagenese.

Nachdem wir im vorhergehenden die Prinzipien der parthenogenetischen, der vegetativen und der geschlechtlichen Fortpflanzung kennen gelernt haben, sollen noch die kombinierten Reproduktionstypen, welche bei gewissen Tierformen vorkommen, berücksichtigt werden. Man unterscheidet hier zwei Haupttypen: die Kombination der parthenogenetischen Fortpflanzung, die eigentlich wie bekannt, eine Abart der geschlechtlichen Vermehrung bildet, mit solcher geschlechtlichen Fortpflanzung, bei der die Befruchtung die Entwicklung auslöst, und die Kombination der vegetativen Fortpflanzung mit der geschlechtlichen Zeugung. Die erste Form wird als Heterogonie bezeichnet, die Parthenogenese tritt hier als zyklische Parthenogenese auf. Der zweite Typus dagegen, bei welchem sich in gesetzmäßiger Abwechslung die vegetative und die geschlechtliche Zeugung vollzieht, als Generationswechsel oder Metagenese.

Unter Heterogonie versteht man den Fortpflanzungsprozeß, bei welchem die Tiere sich zum Teil parthenogenetisch und zum Teil durch befruchtungsbedürftige Eier vermehren, und zwar in der Weise, daß man hier eine gewisse Periodizität in der Aufeinanderfolge der Generationen feststellen kann. Wir finden diesen Fortpflanzungstypus bei Aphiden, Daphniden, Rotatorien. Diese Tiere vermehren sich in der Regel parthenogenetisch, jedoch in gewissen Zeitabständen werden von den Weibchen befruchtungsbedürftige Eier, sog. Winter- oder Dauereier erzeugt; zu derselben Zeit treten Männchen auf, so daß sich auch die Befruchtung der Wintereier vollziehen kann. Aus den befruchteten Wintereiern entwickeln sich nach längerer Ruhepause in entsprechenden Lebensverhältnissen wieder Weibchen, welche ev. durch eine Reihe von Generationen wieder die parthenogenetische Zeugung fortsetzen, so daß die Fortpflanzungserscheinungen sich zyklisch wiederholen. Eingehend erforscht wurde diese Art der Fortpflanzung von Weismann, und seine klassischen Arbeiten haben Anregung zu einer ganzen Reihe von Studien auf diesem Gebiete gegeben.

Heterogonie.

Heterogonie bei Daphniden.

Besonders gründlich waren diese Erscheinungen bei den Daphniden studiert und schon Weismann konnte feststellen, daß bei verschiedenen Daphnidenarten sich der Generationszyklus verschieden gestalten kann. Parthenogenetische Generationen können mit sexuellen dergestalt alternieren, daß im Laufe des ganzen Jahres die Reihe der parthenogenetischen Fortpflanzungsakte nur durch eine geschlechtliche Generation unterbrochen wurde — in diesem Fall haben wir mit dem monozyklischen Typus der Heterogonie zu tun. Wenn sich aber zwischen die parthenogenetischen Generationen zweimal oder mehrmals im Jahre durch geschlechtliche Zeugung entstandene einschalten, wie man es bei anderen Arten findet, so sprechen wir von bizyklischen oder polyzyklischen Typen. Weismann hat nun auf Grund seiner sehr lehrreichen Untersuchungen, die sodann den Ausgangspunkt zu zahlreichen äußerst interessanten Studien gebildet haben, die These aufgestellt, daß das Auftreten von Geschlechtstieren im Generationszyklus der Daphniden nicht durch momentan wirkende äußere Ursachen hervorgerufen wird, sondern, daß diese alternative Aufeinanderfolge vielmehr eine festbestimmte, an bestimmte Generationen und Bruten geknüpfte Erscheinung ist. Die Perioden mit parthenogenetischer Zeugung dürfen wohl als eine Anpassungsform an die ungünstigen Lebensbedingungen gelten. Die Anzahl der den Geschlechtsperioden vorausgehenden eingeschlechtlichen (weiblichen) Generationen ist um so kleiner, je häufiger durchschnittlich die Kolonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden, und anderseits um so länger, je seltener solche Perioden eintreten.

Die Forscher, welche später diese Fortpflanzungsart an demselben Material studiert haben, suchten zu ermitteln, ob in der Tat der Generationszyklus so fest fixiert ist, daß man ihn durch äußere Faktoren nicht ändern kann, oder ob sich doch die Lebens- und Entwicklungsbedingungen gewissermaßen wirksam erweisen können. Man experimentierte hier mit Wärme- und Kältewirkung, wie auch mit Ernährungsbedingungen usw., und aus diesen Forschungen, welche bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur umfassen, ergibt sich, daß sowohl innere Faktoren, wie Weismann lehrte, als auch äußere Bedingungen hier eine große Rolle spielen; „die ersteren geben gleichsam den Grundton der Entwicklung an, welche durch äußere Einflüsse variiert werden kann" (R. Hertwig). Es zeigte sich z. B., daß die sich entwickelnden Tiere auf gewissen Stadien des Generationszyklus eine solche Tendenz zur Parthenogenese zeigen, daß sie sich durch keinen von den bisher angewandten Faktoren zurückdrängen ließ. Allmählich aber ändert sich dieser innere Zustand des Organismus derart, daß später eine künstliche Beeinflussung des Fortpflanzungstypus sehr wohl möglich erscheint. Diesen Zustand, in welchem die Beeinflussung durchführbar ist, bezeichnet man als labilen Zustand des Organismus. Die neuen Untersuchungen (von Scharfenberg, Papanicolau) ergaben, daß der Eintritt der labilen Periode von der Zahl der aufeinanderfolgenden Generationen, welche aus einem Winterei gezüchtet werden, und von der Zahl der Gelege bei dem gegebenen Weibchen abhängt.

Auch bei den Aphiden bildeten die Generationszyklen den Gegenstand gründlicher Studien, welche biologisch sehr interessante Resultate zeitigten, und man fand, daß bei *Chermes* und *Phylloxera vastatrix* sich zwischen die Reihen von parthenogenetischen Generationen Entwicklung von befruchtungsbedürftigen Eiern einschaltet, und daß gleichzeitig männliche Individuen auftreten.

Heterogonie bei Aphiden.

Der Reproduktionszyklus verdient hier auch aus dem Grunde besonderes Interesse, da die aufeinander folgenden Generationen sich nicht nur bezüglich ihrer Fortpflanzungseigentümlichkeiten unterscheiden, sondern auch somatisch oft stark voneinander abweichen. Lehrreich ist der Generationszyklus z. B. bei der Tannenlaus *Chermes strobilobius*. Er dauert zwei Jahre und beginnt mit der sog. „Fundatrix"-Generation, d. h. einem ungeflügelten Weibchenindividuum, welches sich im Herbst aus einem befruchteten Ei entwickelt, an der Basis einer Fichtenknospe im Frühjahr überwintert, stark wächst, drei Häutungen durchmacht und zahlreiche parthenogenetische Eier legt. Aus diesen schlüpfen die sog. Migrantes alatae, welche an den jungen Fichtenzweigen ananasähnliche Gallen hervorrufen, nach vier Häutungen Flügel bekommen, worauf sie auf die Lärche als Zwischenpflanze übersiedeln. Aus den von den Migrantes alatae gelegten parthenogenetischen Eiern entsteht eine dritte, diesmal ungeflügelte Generation mit dreigliedrigen Antennen und einfachen Augen, welche auf der Lärche überwintert, und zwar teils auf den Nadeln, teils unter der Rinde, wo sie im Frühjahr des zweiten Jahres die parthenogenetischen Eier ablegt, aus denen eine vierte Generation ausschlägt. Nach der dritten Häutung bemerkt man, daß die Individuen sich zu differenzieren beginnen, und zwar bleiben die einen auf der Entwicklungsstufe nach der dritten Häutung stehen, und indem sie auf der Lärche weiter verbleiben — man nennt sie deshalb „Exules" — können sie sich noch eine Zeitlang parthenogenetisch fortpflanzen, fallen jedoch später einer Degeneration anheim, während die übrigen Individuen noch eine Häutung durchmachen, Flügel bekommen, als sog. „Emigrantes" von der Lärche auf die Fichte zurückkehren und hier im Mai oder Juni Eier in geringer Zahl legen. Diese Emigranten sind eine sexupare Generation, denn aus den auf die Nadeln der Fichte abgelegten Eiern entwickeln sich Männchen und Weibchen. Die gonochoristischen geflügelten Individuen dieser fünften Generation kopulieren miteinander, und zwar die kleineren mehr lebhaften Männchen mit den Weibchen. Das Weibchen legt jetzt ein einziges großes, befruchtetes Ei, aus welchem im Herbst wieder das Fundatrix-Weibchen entsteht.

Ich habe hier den Generationszyklus von *Chermes* als Beispiel der heterogenen Parthenogenese beschrieben, da man daran am besten die Generationsfolge erkennen kann und die Unterschiede sowohl in der Fortpflanzungsweise derselben als auch in ihren Lebensbedingungen und somatischen Differenzen erkennen kann.

Wie weit die Veränderungsmöglichkeit des Reproduktionszyklus reicht, ist noch nicht erforscht worden, doch scheint es, daß man auch hier zu analogen Resultaten wie bei Daphniden gelangen wird. Ein zweiter Typus der kombinierten Fortpflanzungsform ist die Metagenese, d. h. ein gesetzmäßiger Wechsel

Metagenese. Der Begriff und das Vorkommen der Metagenese.

zwischen einer geschlechtlichen mit einer oder mehreren ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen. Dieser Reproduktionstypus hat in mancher Hinsicht gewisse Berührungspunkte mit dem früher von uns charakterisierten Polymorphismus; wenn man nämlich von verschiedenen Generationen herstammende Individuen miteinander vergleicht, so fällt es gleich auf, daß die Geschlechtstiere den Eltern vollständig unähnliche Nachkommen erzeugen, die sog. Ammen, die sich außerdem noch durch differente Zeugungsfähigkeit von der Geschlechtsgeneration unterscheiden, indem sie sich nicht, wie die elterliche Generation, geschlechtlich fortpflanzen, sondern nur zur vegetativen Zeugung befähigt sind. Die von der Amme erzeugte Generation ist entweder der vorhergehenden bezüglich ihrer Organisation und Reproduktionseigentümlichkeiten ähnlich oder es werden zwei Geschlechtsgenerationen durch eine längere Reihe von aufeinander folgenden Nachkommen unterbrochen, welche morphologisch gleichartig gestaltet sind und sich auch durch dieselbe stets vegetative Reproduktionsfähigkeit auszeichnen. Die Analogie mit den bei der Heterogonie oben geschilderten Verhältnissen ist also augenscheinlich.

Die Metagenese kommt bei vielen Tiergruppen vor; wir kennen Beispiele dieser Erscheinung bei Cölenteraten, Würmern und Tunicaten und Erscheinungen, welche mit der Metagenese mir sehr nahe verwandt zu sein scheinen, treffen wir auch bei den Insekten und sogar bei Wirbeltieren, wie aus den folgenden Beispielen hervorgehen wird.

Metagenese bei Cölenteraten. Bei Cölenteraten sind die Erscheinungen des Generationswechsels in deutlicher Verwandtschaft mit dem uns bereits bekannten Polymorphismus. Wir haben nämlich gesehen, daß bei der Stockbildung, bei welcher sich die Arbeitsteilung unter die den Stock zusammensetzenden Individuen in der polymorphischen Ausgestaltung derselben äußert, bestimmte Individuen die Geschlechtsfunktion als spezielle Leistung übernehmen. Nehmen wir jetzt an, daß eben diese Geschlechtstiere sich von dem Stock ablösen, um auf geschlechtlichem Wege Individuen von verschiedenem Typus zu zeugen, während die übrigen sich weiter auf vegetativem Wege vermehren, so erhalten wir ein Bild, wie wir es bei Hydromedusen finden. Ungeschlechtlich ist die Fortpflanzung bei den Polypen (Ammengeneration), aber durch Knospung entwickeln sich an einem solchen Stocke ganz anders gestaltete Individuen (Polymorphismus) mit ausgebildeten Geschlechtselementen, die sich sodann von dem Stocke ablösen und durch ihre Sexualelemente nach vollzogener Befruchtung Ursprung einer festsitzenden Ammengeneration geben (vgl. Fig. 1).

Metagenese bei Tunicaten. Die Tunicaten liefern uns recht hübsche Beispiele der Metagenese. *Salpa* ist in der Geschlechtsgeneration ein hermaphroditisches Wesen, dessen beide Gonadenarten nicht gleichzeitig zur Reife gelangen. Nach der Befruchtung entwickelt sich aus dem vom Geschlechtstier erzeugten Ei eine geschlechtslose Ammengeneration, bildet aber einen ventralen Stolo, an dem durch Knospung zahlreiche zu einer Kette vereinigte Individuen produziert werden.

Mehr komplizierten Charakter hat der Generationswechsel bei der Tunicate *Doliolum*. Auf geschlechtlichem Wege entwickelt sich aus dem befruchteten

Ei eine geschwänzte, zur vegetativen Reproduktionsfähigkeit befähigte Larve, ein sog. Oozoid, das an dem ventralen Stolo eine beträchtliche Anzahl von Knospen erzeugt. Es sind an dem Rückenfortsatz sitzende, jedoch nicht verschiebbare Wanderknospen von recht verschiedener Gestalt, von denen zwei Typen (die Median- und Lateralsprossen) sich weder vegetativ noch sexuell fortpflanzen, sondern bloß einer dritten Kategorie, den sog. Urgeschlechtsknospen den Ursprung geben. Diese teilen sich mehrfach, bis endlich aus dieser vegetativen Reproduktion wieder Geschlechtsindividuen resultieren.

Sehr auffallend ist hier die Tatsache, daß die vegetative Fortpflanzungsfähigkeit auf sehr frühem Entwicklungsstadium erscheint, so daß sog. Blastozoide nicht einmal ihre volle Organisation erlangen, eine Erscheinung, der man bei vielen Würmern, besonders aber bei den Cestoden begegnet. Solche sich so früh vegetativ fortpflanzenden Gebilde werden dort auf geschlechtlichem Wege erzeugt, wir können deshalb bei Cestoden ebenfalls vom Generationswechsel sprechen.

Metagenese bei anderen Tiergruppen.

Ferner möchte ich noch auf die bereits besprochene Erscheinung der Polyembryonie hinweisen. Bei vielen Bryozoen (*Crisia occidentalis*, *Crisia eburnea*), bei Würmern (*Lumbricus*), bei Insekten (*Encyrtus*), endlich in der Wirbeltiergruppe bei Mehrgeburten kommt die Erzeugung von monochoriellen Zwillingen (*Dasypus*, *Tatusia*, Mensch) durch vegetative Vermehrung der geschlechtlich erzeugten embryonalen Organismen zustande. Wenn man in Betracht zieht, daß dieser Embryo, welcher seine Individualität verliert, die weitere Entwicklung aufgibt, und durch vegetative Fortpflanzung mehrere neue Individuen aus sich hervorgehen läßt, so können diese Fälle eigentlich auch auf die Erscheinung der Metagenese zurückgeführt werden. Vom biologischen Standpunkte aus wären also die monochoriellen Zwillinge des Menschen unter Voraussetzung der Richtigkeit der jetzigen Anschauungen über ihre Entstehung aus einem Ei im Verhältnis zu ihren Eltern nicht als seine Kinder-, sondern eigentlich als seine Enkelgeneration zu betrachten.

Literatur.[1])

CAULLERY, M., 1913: Les problèmes de la sexualité. Paris.

CHILD, C. M., 1911: Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. Heft 11.

CHUN, C., 1892: Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart.

ESCHERICH, K., 1906: Die Ameise. Braunschweig.

—, 1909: Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig.

GERHARDT, H., 1909: Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulations-Organen der Wirbeltiere, insb. der Amnioten. Ergebn. der Zool. Bd. 1.

1) Dieses Literaturverzeichnis umfaßt nur diejenigen Arbeiten, welche monographisch einzelne Probleme aus dem Gebiete der Zeugungslehre darstellen. In diesen Schriften sind die Titel der Spezialarbeiten genannt.

GODLEWSKI, EMIL (jun.), 1914: Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handbuch vgl. Physiol.
—, 1912: Studien über Entwicklungserregung, I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese, II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas von versch. Tierklassen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33.
HENNEGUY, F., 1904: Les insectes. Paris.
HERTWIG, R., 1912: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centr. Bd. 32.
HEAPE, W., 1900: The „Sexualseason" of Mammals and the Relation of the „Pro-oestrum" to Menstruation. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 44.
KAMMERER, P., 1909: Vererbung erworbener Eigenschaften. Mitt. III. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 28.
—, 1910: Das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände (Neotenie und Progenese). Ergebn. der wiss. Medizin.
KORSCHELT und HEIDER, 1902—1910: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. Fischer.
LOEB, J., 1909: Über die chemischen Bedingungen für die Entstehung eineiiger Zwillinge beim Seeigel. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 27.
—, 1909: Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin. Springer.
MARSHALL, F. H. H., 1910: The physiology of reproduction. London. Longmans, Green and Co.
MASING, E, 1910: Über das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigels. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 67.
MEISENHEIMER, J, 1909: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena.
NEUGEBAUER, L. VON, 1908: Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig.
PFEFFER, W., 1889: Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I.
WEISMANN, H., 1887: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Th. II u. IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28.
—, 1880: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Th. VI u. VII. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33.

FORTPFLANZUNG IM PFLANZENREICHE

Von

P. Claussen.

Durch die bahnbrechenden Entdeckungen, über die Wilhelm Hofmeister im Jahre 1851 in seinen „Vergleichenden Untersuchungen" berichtete, wurde zum ersten Male festgestellt, daß die Moose, Farne (Lycopodiinen, Equisetinen und Filicinen) und Gymnospermen einen in den wesentlichen Zügen übereinstimmenden Entwicklungsgang besitzen. Die Hofmeistersche Lehre hat sich später auf die Angiospermen ausdehnen lassen und die Zahl der Objekte auch aus den Gruppen der Algen, Pilze und Myxomyceten, die sich ihr fügen, wächst ständig, so daß die Vermutung, alle Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung könnten den von Hofmeister aufgedeckten Gesetzmäßigkeiten folgen, nicht mehr von der Hand zu weisen ist.

Hofmeisters Generationswechsellehre.

Der Grundgedanke Hofmeisters möge am Beispiel der Farne (Polypodiaceen) erläutert werden. Sie entwickeln auf der Blattunterseite in Häufchen (Sori) Sporangien mit Sporen (Fig. 1, 1). Sät man diese auf einem geeigneten flüssigen oder festen Nährboden aus, so kann aus jeder von ihnen ein herzförmiges, flaches, grünes Gebilde, ein Prothallium hervorgehen (Fig. 1, 2, 3), das unter normalen Bedingungen auf seiner Unterseite neben Haaren zur Nahrungsaufnahme aus dem Substrat zweierlei Organe trägt. Die einen von bienenkorbähnlicher Gestalt (Antheridien, Fig. 1, 4a), die der ausgekeimten Spore näher sitzen als die anderen, entlassen bei der Reife nach Benetzung mit Wasser schraubig gewundene nackte Protoplasten mit vielen Cilien am einen Ende, dem Vorderende. Diese Protoplasten können sich mit drehender Bewegung nach Art eines Korkziehers durch Wasser und selbst durch schleimige Flüssigkeiten hindurchbewegen. Man nennt sie, weil man sie als gleichwertig den tierischen Samenfäden erkannt hat, wie diese Spermatozoiden (Fig. 1, 5a). Sie besitzen einen Zellkern.

Gametophyt.

Die anderen Organe, Archegonien (Fig. 1, 4b, 5b), sitzen an dem der Spore abgekehrten Ende des Prothalliums, bestehen aus einem in das Prothallium eingesenkten Bauch und einem die Prothalliumoberfläche überragenden, sporenwärts gekrümmten Halse. Im Halse liegen in einer Reihe die Halskanalzellen. Im Archegonbauch teilt sich die anfangs vorhandene eine Zelle, Zentralzelle, in eine obere kleinere Bauchkanalzelle und eine untere größere, die dem Ei der Tiere gleichwertig ist und daher Eizelle genannt wird. Die Eizelle besitzt wie das Spermatozoid einen Kern. Nach Öffnung des Archegonhalses und

Verschleimung der Halskanalzellen und der Bauchkanalzelle dringen durch Vermittlung von Wasser Spermatozoiden im Archegonhalskanal zum Ei vor und ein einziges verschmilzt mit ihm. Verschmelzung von Spermatozoid und Ei ist wie bei den Tieren als geschlechtliche Fortpflanzung (Befruchtung, Sexualakt, Amphimixis) aufzufassen. Spermatozoiden und Eier sind also männliche und weibliche Sexualzellen und Antheridien und Archegonien männliche und weibliche Sexualorgane.

Sporophyt. Aus dem Vereinigungsprodukt zweier Sexualzellen, einer männlichen und einer weiblichen, geht bei den Farnen durch gesetzmäßige Teilung die Farnpflanze hervor (Fig. 1, 6, 7), das allein auffällige Glied des ganzen Farnentwicklungsganges, an dem man einen Saugfuß zur Aufnahme von Nahrung aus dem Prothallium, eine Wurzel zur Nahrungsaufnahme aus dem Boden, ein erstes Blatt (Cotyledon) und einen Vegetationspunkt unterscheidet, an dem die Blätter entstehen. Die großen Farnblätter tragen in einer für verschiedene Gattungen und Arten verschiedenen Anordnung die Sporangien, in denen zahlreiche Sporen (Gonen) in Vierergruppen (Tetraden), je eine aus einer Sporenmutterzelle (Gonotokont), gebildet werden. Das Prothallium geht später zugrunde.

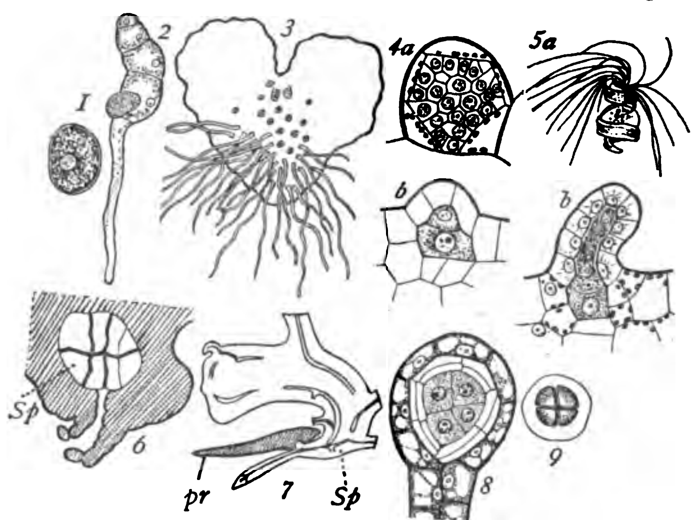


Fig. 1. Schematische Darstellung des Farnentwicklungsganges. Die Spore (1) entwickelt sich zum Prothallium (2, 3) mit Antheridien (4 a, [Spermatozoiden 5 a]) und Archegonien (4 b, 5 b). Am Prothallium (pr) entsteht der Sporophyt (6, 7 Sp) mit Sporangien (8), die Sporen in Tetraden (9) enthalten.

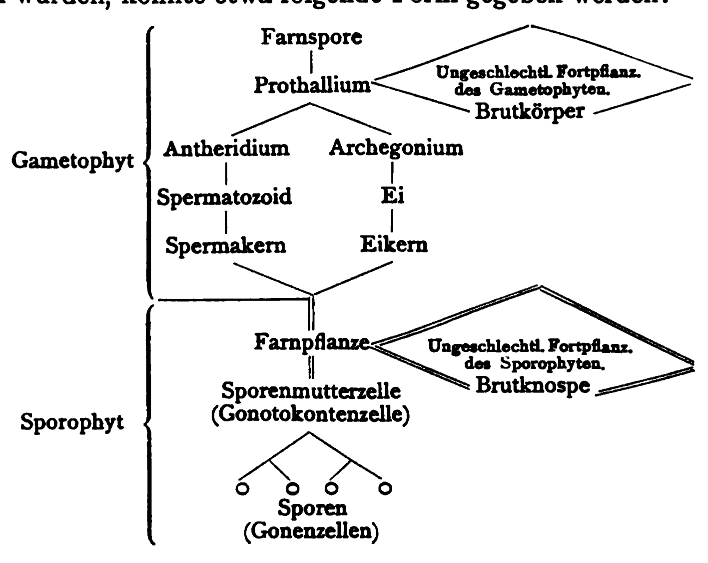
Im Entwicklungsgange eines Farnes kann man also zwei Abschnitte unterscheiden. Der eine reicht von der Spore bis zu den Sexualzellen und umfaßt im wesentlichen das Prothallium. Der andere beginnt mit dem Augenblick der Verschmelzung der Sexualzellen und schließt mit der Sporenbildung ab und entspricht der Farnpflanze. Prothallium und Farnpflanze nennt Hofmeister Generationen. Die erste, das Prothallium, bezeichnet man, weil ihre wesentliche Aufgabe darin besteht, Geschlechtszellen, Gameten, zu produzieren, jetzt gewöhnlich als Gametophyten, die zweite, die sich durch Sporen fortpflanzt, als Sporophyten. Bei normaler Entwicklungsweise wechseln diese beiden Generationen regelmäßig miteinander ab. Diese Erscheinung bezeichnet Hofmeister als Generationswechsel. Es muß ausdrücklich betont werden, daß der seit A. v. Chamisso in der Zoologie übliche Ausdruck „Generationswechsel" mit dem in der Botanik gebräuchlichen nicht gleichbedeutend ist.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Generationen.

Beide Generationen, Gametophyt sowohl wie Sporophyt, können bei den Farnen eine Fortpflanzungsweise besitzen, die im Prinzip darin besteht, daß vegetative Zellen oder Zellkomplexe (Brutzellen, Brutkörper, Brutknospen) sich von ihnen ablösen und zu neuen Organismen werden. Die von Gametophyten stammenden Zellen bilden wieder Gametophyten, bei den Farnen also Prothallien, und die von Sporophyten sich trennenden wieder Sporophyten, Farnpflanzen, mit allen Eigentümlichkeiten, die der Art zukommen. Man bezeichnet diese Fortpflanzungsweise als ungeschlechtliche. Wir müssen also eine ungeschlechtliche Fortpflanzung des Gametophyten (bei *Vittaria, Trichomanes* u. a.) und eine des Sporophyten unterscheiden (bei *Cystopteris* u. a.).

Graphische Darstellung des Generationswechsels.

Einer graphischen Darstellung des Farngenerationswechsels, in die zugleich die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweisen der beiden Generationen aufgenommen würden, könnte etwa folgende Form gegeben werden:



Chromosomenzahlen.

Die beiden Generationen besitzen, wie Untersuchungen, die durch theoretische Spekulationen Weismanns angeregt wurden, ergeben haben, ein scharfes Unterscheidungsmerkmal. Dies Merkmal ist besonders für die Erforschung solcher Formen des Generationswechsels von Bedeutung, bei denen eine der Generationen kurz ist. Es besteht in der verschiedenen Chromosomenzahl der Sporophyt- und Gametophytkerne. Die Zahl der Chromosomen eines Kernes ist für Gametophyten und Sporophyten jeder Art konstant. Bei normaler Farnentwicklung besitzt der Sporophyt doppelt so viele Chromosomen als der Gametophyt. Die doppelte Zahl kommt dadurch zustande, daß jede der beiden Geschlechtszellen die Normalzahl in ihren Kernen führt, die sich beim Sexualakt addieren. Wodurch erhält nun der Gametophyt die Normalzahl wieder? Bei der Teilung der Sporenmutterzellen (Gonotokontenzellen) in Sporen (Gonen) findet eine Reduktion der sporophytischen Chromosomenzahl auf die Hälfte, d. h. die Normalzahl, statt. Ob die Reduktion bei der ersten (heterotypischen) oder zweiten (homoeotypischen) Teilung erfolgt, kann hier unerörtert

bleiben. Soviel ist sicher, daß die Sporen die normale Chromosomenzahl besitzen. Die Linie doppelter Stärke im Schema (S. 481) möge die doppelte Chromosomenzahl andeuten. Durch den Besitz der normalen Chromosomenzahl in ihren Kernen sind die Gonen, die man für ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane des Sporophyten halten könnte, also wesentlich verschieden von den Zellen der sporophytischen Brutknospen. Außerdem entstehen aus ihnen nicht Sporophyten, sondern Gametophyten.

Die Richtigkeit der Hofmeisterschen Lehre soll zuerst an den höheren Pflanzen, den Moosen (Leber- und Laubmoosen), Farnen (homosporen und heterosporen), Gymnospermen und Angiospermen gezeigt werden, weil diese zuerst studiert wurden und am besten bekannt sind.

I. Der Generationswechsel bei den wichtigsten Pflanzengruppen.

Generationswechsel der Moose.

A. Moose. Da die Leber- und Laubmoose prinzipiell dieselben Verhältnisse bieten, mag es genügen, einen Vertreter einer der beiden Gruppen, ein Laubmoos, in seiner Fortpflanzung zu schildern. Aus den Sporen von *Funaria hygrometrica* oder *Bryum bimum* gehen bei der Keimung einzellreihige, verzweigte Fäden hervor (Fig. 12, 1), die teils oberirdisch verlaufen und grün sind, teils in die Erde eindringen und verblassen. Man nennt sie in ihrer Gesamtheit Protonema. Am Protonema entstehen die allbekannten, auffälligen, beblätterten Moosstämmchen (Fig. 12, 1) in größerer Zahl. Bei *Bryum bimum* schließen gewisse Moosstämmchen mit einem von umgebildeten Blättern geschützten Stande ab, der sowohl Antheridien mit Spermatozoiden (mit je zwei Cilien), wie Archegonien mit je einer Eizelle enthält (Fig. 12, 1). Bei *Funaria* trägt ein Stämmchen lediglich Antheridien, ein aus ihm seitlich hervorsprossendes nur Archegonien. In beiden Fällen also ist eine Spore imstande, beiderlei Geschlechtsorgane zu erzeugen. Das Kopulationsprodukt der Geschlechtszellen wächst im Archegonbauch zu einem mehrzelligen Körper heran, der durch seine Streckung das Archegon quer zerreißt und den oberen Teil (Calyptra) auf seiner Spitze hochhebt. Er wird als Sporogon bezeichnet, weil er an seinem der Moospflanze abgekehrten Ende in einer komplizierten Kapsel (Fig. 12, 1) die Moossporen (Gonen) erzeugt, wie bei den Farnen in Vierergruppen (Tetraden), deren jede aus einer Sporenmutterzelle (Gonotokont) entsteht. Also auch die Moose besitzen Generationswechsel. Der Gametophyt besteht bei den betrachteten Arten aus dem Protonema und dem Moosstämmchen, der Sporophyt aus dem Sporogon. Protonema und Moosstämmchen sind, wie der Vergleich von Moos und Farn ohne weiteres zeigt, dem Farnprothallium morphologisch gleichwertig (homolog), während das Sporogon sein Homologon in der Farnpflanze findet. Was also die vulgäre Sprache als Moos bezeichnet, ist Gametophyt, was sie Farne nennt, Sporophyt.

An dieser Stelle muß die Frage kurz gestreift werden, woraus wir die Berechtigung zu solchen Betrachtungen herleiten. Sie gründet sich auf die Überzeugung von der Gültigkeit der Deszendenzlehre, nach der die Wesensgleichheit z. B. der Gametophyten von Moos und Farn untereinander darin ihre Ursache

hat, daß sich beide aus einer gemeinsamen Urform entwickelten. Erweist sich daher die Annahme der Abstammung der Pflanzen von einer Urform als unzulässig, so verlieren die aus ihr gezogenen Schlüsse ihre Gültigkeit.

Pflanzliche Gebilde, die sich auf die gleiche Grundform zurückführen lassen, die morphologisch entwicklungsgeschichtlich übereinstimmen, nennen wir homolog. Der Begriff der Homologie ist scharf zu sondern von dem der Analogie, der physiologischen Übereinstimmung (vgl. Art. Spemann). Analoge pflanzliche Gebilde haben gleiche Funktion, während homologe sie haben können, aber nicht notwendig zu haben brauchen. Es kann im Laufe der Phylogenie eine Änderung ihrer Funktion, ein Funktionswechsel, eingetreten sein. Zuweilen werden bestimmten Teilen eines pflanzlichen Gebildes besondere Aufgaben zugewiesen, die früher von dem ganzen Gebilde besorgt wurden. Mit dieser Verteilung der Leistungen geht fast immer ein Verschiedenwerden der betroffenen Teile parallel. Wir pflegen den physiologischen Prozeß als Arbeitsteilung, den morphologischen als Differenzierung zu bezeichnen.

Einige Laub- und Lebermoose zeigen in der Verteilung ihrer Sexualorgane gegenüber den geschilderten eine bemerkenswerte Abweichung: Alle Moosstämmchen, die an einem und demselben aus einer einzigen Spore entstandenen Protonema sitzen, entwickeln nur einerlei Sexualorgane, also entweder nur Antheridien oder nur Archegonien (Fig. 12, 1'). Hierher gehören von Laubmoosen z. B. *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Mnium hornum*, von Lebermoosen *Marchantia polymorpha*, *Fegatella conica* und *Sphaerocarpus terrestris*. Sollen Sporogone zustandekommen, so müssen also zwei Pflanzen verschiedenen Geschlechts zusammenwirken. Bei den ebengenannten Moosen liefern die in einem Sporogon entstandenen Sporen z. T. männliche, z. T. weibliche Pflanzen. Die naheliegende Frage, in welchem Verhältnis die Zahl der Sporen mit männlicher zu der mit weiblicher Nachkommenschaft steht, ist erst für ein Moos, das Lebermoos *Sphaerocarpus terrestris*, beantwortet. Bei ihm entwickeln sich aus den vier Sporen einer Tetrade, die dauernd verbunden bleiben, zwei männliche und zwei weibliche Pflanzen. Das fragliche Zahlenverhältnis ist also 1 : 1.

Generationswechsel der Lycopodinen. Lycopodium.

B. Farnpflanzen. a) Lycopodinen. Von den Farnen mögen zuerst die Lycopodinen besprochen werden. Aus den Sporen von *Lycopodium* gehen bei manchen Arten wenigstens teilweise chlorophyllhaltige, oberirdische, bei anderen chlorophyllose, unterirdische, saprophytische Prothallien von wechselnder Form hervor. Die einen sind radiär und rübenförmig, die anderen zeigen Neigung zur Dorsiventralität. Gemeinsam ist allen, daß sie beiderlei Sexualorgane, Antheridien und Archegonien, in größerer Anzahl tragen. Die Spermatozoiden sind länglich-eiförmig und führen zwei Cilien unterhalb ihres zugespitzten Vorderendes. Die Eizellen weichen von denen der gewöhnlichen Farne nicht ab. Sie entwickeln sich nach der Befruchtung zu *Lycopodium*-Pflanzen. Im Embryonalzustand zeigen diese einen Embryoträger, einen Saugfuß (Organ zur Absorption von Nährstoffen aus dem Prothallium), eine Wurzel (zur Befestigung

im Boden und Aufnahme von Nährstoffen) und einen Stammscheitel mit mehreren kleinen Blättern. An der entwickelten Pflanze treten Embryoträger und Saugfuß völlig zurück, während Wurzel und Sproß herangewachsen sind. Einzelne Sprosse der herangereiften Pflanze tragen statt der gewöhnlichen kleinen grünen Assimilationsblätter grüne oder gelbliche Blätter mit je einem Sporangium in der Achsel, in dem Sporen in Tetraden gebildet werden, die alle von gleicher Größe sind.

Ihren Geschlechtsverhältnissen nach sind die Prothallien Zwitter und die Sporophyten sind es auch, denn ihre Sporen liefern Prothallien mit zweierlei Sexualorganen.

Selaginella. Bei *Selaginella* entdeckt man schon mit einer guten Lupe zweierlei Sporen, kleine (Mikro-) und größere (Makro- [Mega-] Sporen). Bei der Keimung kann aus jeder Mikrospore ein wenigzelliger Körper entstehen, in dem sich, wenn er reif geworden ist, ein mittlerer Zellkomplex in Spermatozoiden verwandelt. Archegonien mit Eizellen entstehen auf dem Keimungsprodukt der Makrospore. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß die Prothallien bei *Selaginella* eingeschlechtig sind und daß männliche oder Mikro- und weibliche oder Makro- (Mega-) Prothallien unterschieden werden müssen. Die Mikro- und Makro- (Mega-) Sporen von *Selaginella* entsprechen den teils männliche, teils weibliche Moospflanzen bildenden Sporen einer und derselben Kapsel von *Ceratodon* und *Bryum argenteum*. Eine Abweichung besteht nur insofern, als bei *Selaginella* zu dem sexualphysiologischen ein morphologischer Unterschied kommt. Er steht im Zusammenhang mit der Tatsache, daß den Makroprothallien außer der Produktion von weiblichen Sexualzellen die Aufgabe zufällt, den sich aus einer ihrer Eizellen entwickelnden Sporophyten, die *Selaginella*-Pflanze, zu ernähren.

Die Blätter von *Selaginella* sind klein wie die von *Lycopodium*, mit einem auf der Oberseite eingefügten Blatthäutchen (Ligula) versehen und von verschiedener Stellung. Teils dienen sie der Assimilation, teils der Sporenproduktion. Die Sporenblätter (Sporophylle) stehen in ährenartigen Ständen und tragen auf ihrer Oberseite je ein Sporangium. Die Sporangien enthalten teils nur Mikrosporen (Mikrosporangien), teils nur Makrosporen (Makrosporangien). Der Fall, daß Mikro- und Makrosporen in demselben Sporangium gebildet werden, kommt nicht vor. Die Bildung der Mikrosporen stimmt weitgehend mit der der Homosporen bei den gewöhnlichen Farnen überein. Alle (oder doch fast alle) Sporenmutterzellen zerfallen in Tetraden. In den Makrosporangien von *Selaginella* werden Sporenmutterzellen in großer Zahl gebildet, aber fast immer gelangt nur eine zur Tetradenteilung und liefert vier keimfähige Makrosporen, zu deren Ernährung die ungeteilt bleibenden Sporenmutterzellen verbraucht werden. Die ersten Entwicklungsstadien der beiderlei Sporangien sind gleich. Diese Tatsache und die oben geschilderten Entwicklungsvorgänge in den Makrosporangien weisen auf einen phylogenetisch gleichartigen Ursprung der Mikrosporangien und Makrosporangien hin. Die Vorfahren der Selaginellen besaßen wohl nur einerlei Sporangien, wie die Gattung *Lycopodium*; erst später trat eine Differenzierung ein, vielleicht sehr allmählich, wie die fossile *Selaginellites*

Suissei (Zeiller) vermuten läßt, die noch 16 bis 24 Makrosporen (also vier bis sechs Tetraden) im Makrosporangium ausbildete.

Isoëtes.

Bei *Isoëtes* haben die Mikrosporen bei der Reife die Gestalt eines Viertelapfels. Die Mikroprothallien bestehen aus wenigen sterilen Zellen und einem eingesenkten Antheridium, das bei der Reife eine Deckelzelle und einen Inhalt von vier Spermatozoiden besitzt. Die Makrosporen sind kugeltetraedrisch. Nach ihrer Keimung füllt das chlorophyllose Prothallium sie ganz aus und ragt mit seinem gewölbten, einige Archegonien tragenden Ende ein wenig aus ihrer gesprengten Spitze hervor. Im ganzen gleichen die Prothallien von *Isoëtes* denen von *Selaginella*. Nach der Befruchtung wird aus der Eizelle eine *Isoëtes*-Pflanze, deren mit je einer Ligula ausgestattete, spiralig gestellte Blätter entweder steril sind (Assimilationsblätter) oder Sporangien tragen (Sporophylle). Die Makrosporophylle tragen große eingesenkte Makrosporangien mit vielen Makrosporen in Tetraden. Makrosporangien sowohl wie die Mikrosporangien, die zahlreiche Mikrosporentetraden enthalten, sind in der Richtung ungefähr senkrecht zur Blattfläche von sterilen Gewebestreifen durchzogen, den sog. Trabeculae, die sich bei den übrigen lebenden heterosporen Farnen nicht finden.

Generationswechsel der Equisetinen. Equisetum.

b) Equisetinen. Bei *Equisetum* aus der Klasse der *Equisetinae* wachsen von den kugelrunden, gleich großen, mit Schleudern versehenen Sporen die einen zu Prothallien mit männlichen, die anderen zu solchen mit weiblichen Sexualorganen heran. Es gelingt experimentell, aus weiblichen Prothallien männliche zu machen, vielleicht auch das Umgekehrte. Im Gegensatz zu Moosen wie *Ceratodon* scheinen bei *Equisetum* also nach den Angaben in der Literatur äußere Faktoren darüber zu entscheiden, welches Geschlecht die Prothallien zeigen. Die männlichen Prothallien sind kleiner und blasser grün als die weiblichen und tragen eingesenkte oder vorragende Antheridien. Die Archegonien besitzen einen eingesenkten Bauchteil. Aus der befruchteten Eizelle entsteht die *Equisetum*-Pflanze. Sie schließt mit der Bildung eines Standes von stark metamorphosierten Blättern, Sporophyllen, ab, die Sporangien in Mehrzahl tragen. In jedem Sporangium entwickeln sich zahlreiche Sporen in Tetraden.

Die Calamarien.

Equisetumartige Gewächse mit zweierlei Sporen, Mikro- und Makrosporen, sind nur fossil bekannt. Zwar wissen wir über die Keimung dieser Sporen nichts, aber es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie sich etwa so verhielten wie die von *Selaginella*. Bei *Calamostachys Casheana*, einer *Calamariacee*, trug ein Sporophyll vier Sporangien. Einige dieser Sporangien enthielten nur Makrosporen, die anderen nur Mikrosporen, ganz wie bei *Selaginella*, wo auch niemals beiderlei Sporen in einem Sporangium vorkommen. Die Homologien der *Equisetinen* mit den *Lycopodinen* liegen klar zutage.

Generationswechsel der Filicinen. Homospore Filicinen.

c) Filicinen. Die homosporen Filicinen stimmen in der überwiegenden Zahl in ihren Prothallien ziemlich weit überein, wenn man von den Ophioglossaceen mit ihren unterirdischen, an die von *Lycopodium* erinnernden und einigen anderen, hier nicht einzeln zu erwähnenden absieht. Die Fortpflanzungsverhältnisse sind schon in der Einleitung geschildert. Zuerst entstehen Antheridien,

dann Archegonien (Fig. 1, 1—5). Sehr selten unterbleibt ihre Bildung. In diesem Falle kann eine Prothalliumzelle nach Einwanderung des Kernes einer Nachbarzelle die befruchtete Eizelle ersetzen (Pseudomixis).

Die aus der befruchteten Eizelle oder ihrem Ersatz (bei Pseudomixis) sich entwickelnden Sporophyten können bei vielen homosporen Filicinen auf allen Blättern von einem gewissen Alter ab über die ganze Blattfläche hin Sporangien mit Sporen tragen. Von unseren bekannteren einheimischen Farnen bilden einige wenige von dieser Regel eine bemerkenswerte und für das Verständnis der höheren Gewächse wichtige Ausnahme *Osmunda regalis*, *Blechnum spicant*, *Allosorus crispus* und *Struthiopteris germanica*. Bei *Osmunda* hat Arbeitsteilung Platz gegriffen. Ein Teil, meist der untere, eines bestimmten Blattes ist grün und dient der Assimilation, während der andere stark metamorphosiert ist und Sporen erzeugt. Die anderen drei genannten Farne zeigen Differenzierung der Blätter in solche, die der Assimilation (Ernährungsblätter, Trophophylle), und solche, die vorwiegend der Sporenproduktion dienen (Fortpflanzungsblätter, Sporophylle). Bei *Struthiopteris* geht die Differenzierung so weit, daß die Sporophylle ein ganz anderes Aussehen in Form und Farbe bekommen als die Trophophylle.

Bei den homosporen Filicinen entstehen die Sporangien in der Regel in Haufen (Sori) zusammen und sind oft von Schutzgeweben (Indusien) überdeckt.

Heterospore Filicinen.

Heterospore Formen kommen unter den Filicinen sowohl der Gattungs-, wie der Artenzahl nach selten vor. Die hieher gehörigen Marsiliaceen *Pilularia*, *Regnellidium* und *Marsilia*, und die Salviniaceen *Salvinia* und *Azolla*, haben sämtlich das gemeinsam, daß sie Wasserpflanzen sind.

Marsiliaceen.

Die drei Marsiliaceengattungen sind so nahe verwandt, daß es genügt, die Fortpflanzung einer von ihnen zu besprechen. Aus den Mikrosporen von *Marsilia* (Fig. 2, 1a) entwickeln sich bei der Keimung wenigzellige dorsiventrale Prothallien mit zwei Antheridien (Fig. 2, 2a), deren jedes bei der Reife 16 Spermatozoiden (Fig. 2, 3a) entlassen kann. Die aus den Makrosporen (Fig. 2, 1b) hervorgehenden Makroprothallien bestehen aus einer großen Zelle, die fast die ganze Makrospore ausfüllt, und einem ihr aufsitzenden kleinzelligen Gewebe, in dem nur ein Archegon gebildet wird (Fig. 2, 2b). Aus der befruchteten Eizelle entsteht die *Marsilia*-Pflanze (Fig. 2, 4sp), die an ihren Blattstielen die sog. Sporocarpien trägt, in denen sich Sori von Mikro- und Makrosporangien (Fig. 2, 5a, b) in größerer Zahl befinden. Beiderlei Sporangien sitzen in einem Sorus beieinander. Mikro- und Makrosporen werden daher zusammen entleert, so daß die Geschlechtszellen dicht beieinander entstehen. Jedes Mikrosporangium enthält viele Mikrosporen in Tetraden (Fig. 2, 6a). Im Makrosporangium werden in der Regel auch sämtliche Sporenmutterzellen in Tetraden geteilt, aber nur eine entwickelt sich weiter. Drei ihrer Makrosporen schlagen später fehl, während eine zur Reife gelangt (Fig. 2, 6b). Zur Zeit der Keimung haben die Sporen die Sporangien verlassen.

Salvinia.

Bei *Salvinia* werden die Sporen aus den Sporangien nicht entleert. Mikro- und Makrosporen keimen im Sporangium. Beiderlei Sporen sind von kugeltetraedrischer Form und mit erhärtetem Protoplasma (Episporium) umgeben.

Die dorsiventralen Mikroprothallien (aus den Mikrosporen) zeigen starke Reduktion und liefern zwei deckellose Antheridien mit je zwei Spermatozoiden. Das weibliche Prothallium besteht aus einer großen, die Mikrospore ausfüllenden reservestoffhaltigen Zelle, der ein kleinzelliges grünes Gewebe aufsitzt. Dieses bildet drei in einer Reihe parallel der meristematischen Kante des Prothalliums sitzende Archegonien. Wird von diesen eines befruchtet, so hört die Archegonbildung auf; wenn nicht, so bildet die meristematische Zone neue in größerer Zahl, 20 und mehr. Die aus der befruchteten Eizelle entstandene *Salvinia*-Pflanze trägt Blätter in dreizähligen alternierenden Quirlen, vier Reihen dorsaler Schwimmblätter und zwei Reihen ventraler fein zerschlitzter Wasserblätter, von denen einzelne Zipfel zu Sori umgebildet werden. Jeder Sorus ist von einer Hülle (Indusium) umschlossen und besteht (von seltenen Ausnahmen abgesehen) entweder nur aus Mikrosporangien mit verzweigten, dünnen oder Makrosporangien mit einfachen, dicken Stielen. In den Mikrosporangien entstehen 16 Sporenmutterzellen und aus jeder eine Tetrade von vier Mikrosporen. In den Makrosporangien werden dagegen nur acht Sporenmutterzellen gebildet, die auch alle die Tetradenteilung durchmachen. Von den 32 zu erwartenden Sporen kommt aber nur eine zur Entwicklung. Sie wird mit einer Schicht von erhärtetem Protoplasma umhüllt, das seiner größten Masse nach aus den Tapetenzellen des Makrosporangiums stammt. Die Mikrosporen sind in ihrer Gesamtheit in eine ähnliche Plasmamasse eingebettet.

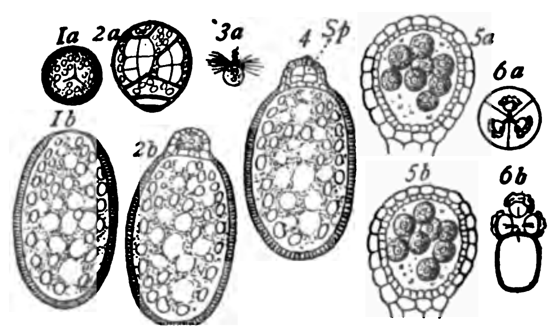


Fig. 2. Schematische Darstellung des Entwicklungsganges eines heterosporen Farns (MARSILIA). Die Mikrospore (1 *a*) liefert ein Mikroprothallium (2 *a*) mit Spermatozoiden (3 *a*), die Makrospore (1 *b*) ein Makroprothallium (2 *b*) mit einem Archegon. Aus der befruchteten Eizelle entsteht der Sporophyt (4 *Sp*) mit Mikro- (5 *a*) und Makrosporangien (5 *b*), die Mikro- (6 *a*) und Makrosporen (6 *b*) enthalten.

Azolla.

Bei *Azolla* bleibt diese Plasmamasse (Epispor) in den Mikrosporangien nicht einheitlich, sondern zerfällt in eine Anzahl von Ballen, die je mehrere Mikrosporen enthalten und die Massulae genannt werden. Die Massulae sind mit ankerartigen Fortsätzen (Glochiden) versehen, mit denen sie sich an den Makrosporen festsetzen. Die Mikro- und Makroprothallien entstehen also unmittelbar beieinander. Beide sind sehr reduziert. Die Mikroprothallien produzieren nur ein Antheridium mit acht Spermatozoiden, die schwach grünen Makroprothallien wenige Archegonien. Die aus der befruchteten Eizelle entstehende Keimpflanze trägt neben Schwimmblättern auch Wurzeln, während *Salvinia* wurzellos ist. Die Sporangien sitzen in behüllten Sori an Wasserblattzipfeln. Die großen Sori bestehen aus Mikrosporangien, in deren Mitte ein fehlgeschlagenes Makrosporangium sitzt, während die kleinen ein Makrosporangium neben fehlgeschlagenen Mikrosporangienanlagen an seiner Basis enthalten. Die Sori enthielten ursprünglich offenbar beiderlei Sporangien. In den Zahlen der Sporenmutterzellen und Sporen stimmt *Azolla* mit *Salvinia* überein.

Phylogenie der heterosporen Farne.

Alle heterosporen Farne besitzen also als gemeinsames Merkmal zweierlei Gametophyten, Mikroprothallien, die nur männliche, und Makroprothallien, die nur weibliche Geschlechtszellen bilden. Der Sporophyt trägt zweierlei Sporangien, Mikrosporangien, die ausschließlich Mikrosporen, und Makrosporangien, die nur Makrosporen enthalten. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß die Mikro- und Makrosporangien durch Differenzierung aus Homosporangien entstanden sind. Dafür spricht die Tatsache, daß in der Ontogenie bei den Marsiliaceen und Salviniaceen auch in den Makrosporangien sämtliche Sporenmutterzellen die Tetradenteilungen noch durchmachen, trotzdem in jedem Makrosporangium nur e i n e keimfähige Spore entsteht. Bei *Selaginella* wird in den Makrosporangien nur noch eine Sporenmutterzelle geteilt. Sie liefert aber im Gegensatz zu den entsprechenden Zellen bei den Salviniaceen und Marsiliaceen vier Sporen. Das Verhalten sämtlicher Sporangien wird verständlich, wenn man die Annahme macht, daß sie aus Homosporangien entstanden sind, in denen alle Sporenmutterzellen zu Tetraden wurden. Die Mikrosporangien haben sich am wenigsten, die Makrosporangien weit mehr, aber bei den verschiedenen heterosporen Farnen verschieden stark vom ursprünglichen homosporen Zustande entfernt. Die verschiedene Größe der Mikro- und Makrosporen steht in engstem Zusammenhang mit ihrer verschiedenen Funktion. Den aus den Mikrosporen hervorgehenden Mikroprothallien fällt als wesentlichste Aufgabe die Produktion der Spermatozoiden zu, während die aus den Makrosporen erwachsenden Makroprothallien außer der Erzeugung weiblicher Sexualzellen (Eizellen) die Ernährung der Sporophyten zu besorgen haben, wozu die in den Makrosporen aufgespeicherten, vom vorhergehenden Sporophyten herrührenden Stoffe (Stärke, Öl, Eiweiß) Verwendung finden.

Generationswechsel der Cycadeen.

C. P h a n e r o g a m e n. a) C y c a d e e n. Von den sog. Phanerogamen zeigen die nächsten Beziehungen zu den Farnen, und zwar den heterosporen, die Cycadeen. Ihre Fortpflanzungsweise möge zunächst unter Verwendung der üblichen Namen geschildert werden. Bei *Cycas* sitzen am Ende des dicken, mit großen gefiederten Blättern besetzten Stammes dicht gehäuft Fruchtblätter mit acht bis zwei s e i t l i c h e n Samenanlagen in ihrem basalen Teile. Bei anderen Gattungen sind die Fruchtblätter zu großen Zapfen vereinigt und tragen je zwei a c h s e n w ä r t s gerichtete Samenanlagen (Fig. 3, 5b).

Makrosporophylle.

Mikrosporophylle.

Die Staubblätter (Fig. 3, 5a), die, wie die Fruchtblätter, mehr oder minder stark von den Laubblättern verschieden sein können, sitzen niemals mit den Fruchtblättern auf derselben Pflanze, sondern jedes Individuum trägt entweder nur Staubblätter oder nur Fruchtblätter.

Makrosporangium.

Jede Samenanlage (Fig. 3, 2b) besteht im Zustand der Reife aus einer Hülle, dem Integument, und einem von ihr umschlossenen Nucellus mit umgekehrt trichterförmigem Hohlraum in der Spitze. In der Mitte des Nucellus liegt ein eiförmiges parenchymatisches Gewebe, an dessen dem Nucellusscheitel zugekehrten Ende einige (zwei bis acht) Gebilde liegen, die man unschwer als Archegonien erkennt. Sie sind denen von *Selaginella* sehr ähnlich; Hals- und Halskanalzelle fehlen, dagegen sind Eizelle und Bauchkanalzelle vorhanden

(Fig. 3, 3). Die Entwicklung der *Cycas*-Archegonien gleicht im Prinzip der der *Selaginella*-Archegonien. Sie sind homolog. Bei *Selaginella* befinden sich die Archegonien im Makroprothallium; es liegt also nahe zu vermuten, das Gewebe, aus dem die *Cycas*-Archegonien entstehen, sei auch ein Makroprothallium. Die Entwicklungsgeschichte bestätigt diese Vermutung.

Makroprothallium.

Das *Cycas*-Makroprothallium leitet sich von einer Zelle her, die etwa in der Mitte des Nucellus liegt. Sie zerfällt durch zwei kurz aufeinanderfolgende Teilungen, die alle Eigentümlichkeiten der gewöhnlichen Tetradenteilungen zeigen, also auch mit Reduktion der Chromosomenzahl verbunden sind, in vier in einer Längsreihe liegende Zellen (Fig. 3, 1b). Von ihnen entwickelt sich nur eine, die untere (Fig. 3, 1b), weiter: Sie wächst am Orte ihrer Entstehung aus und liefert in derselben Weise wie die Makrospore bei *Selaginella* das Makroprothallium. Sie ist daher das Homologon einer Makrospore. Daß Makrosporen am Orte ihrer Entstehung, d. h. im Makrosporangium, auskeimen, kommt auch sonst vor. Bei *Salvinia* geschieht das regelmäßig und in der Gattung *Selaginella* bei einer größeren Zahl von Arten.

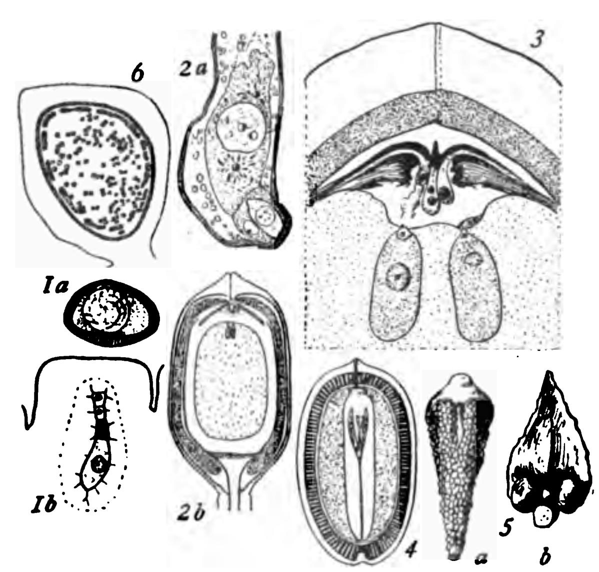


Fig. 3. Cycadeenentwicklung, schematisch (DIOON). Pollenkorn (1a) liefert Pollenschlauch (2a) mit Spermatozoiden (3). Aus der keimfähigen Makrospore des Makrosporangiums (1b) entsteht das Prothallium mit Archegonien (2b). Nach der Befruchtung entwickelt sich im Prothallium der Embryo (4). An den Sporophytpflanzen entstehen Mikro- (5a) und Makrosporophylle (5b). Mikrosporangium (6).

Der Nucellus ist also das Homologon des Makrosporangiums. Von den Makrosporangien der rezenten heterosporen Farne unterscheidet er sich durch den Besitz des Integuments, für das nur bei einigen fossilen heterosporen Farnen ein Homologon bekannt ist. Das Integument ist wohl sicher eine phylogenetisch junge Erwerbung.

Mikrosporangium.

Die Staubblätter der Cycadeen sind gewöhnlich schuppenförmig, gegenüber den Assimilationsblättern, aus denen sie entstanden zu denken sind, stark metamorphosiert und tragen auf ihrer Unterseite zahlreiche Pollensäcke, die meist in Häufchen (Sori) von drei, vier und mehr zusammensitzen (Fig. 3, 5a). Die in den Pollensäcken (Fig. 3, 6) in Tetraden entstehenden Pollenkörner (Fig. 3, 1a) gelangen nach dem Aufplatzen der Pollensäcke durch Vermittlung des Windes zu den Makrosporangien (Samenanlagen) und dringen durch einen vom Integumentrand begrenzten Kanal (Mikropyle) in den Hohlraum der Nucellusspitze, die Pollenkammer, ein, setzen sich hier fest und wachsen zu einem Gewebekörper von ganz bestimmter Form und Zellenzahl heran (Fig. 3, 2a). Für uns ist wesentlich, daß schließlich meist zwei (bei *Mikrocycas* und *Ce-*

Mikroprothallium.

ratozamia mehr) mit vielen Cilien besetzte, bewegliche Zellen gebildet werden, die in hier nicht näher zu erörternder Weise in die inzwischen fertiggestellten Eizellen eindringen und ihren Kern mit dem Eikern zur Verschmelzung bringen. Was diese beweglichen Zellen sind, ist danach klar; sie sind männliche Geschlechtszellen, Homologa der Spermatozoiden der heterosporen Farne. Bei *Selaginella*, um nur ein Beispiel anzuführen, fanden wir: Die Spermatozoiden entstehen im Antheridium, die Antheridien im Mikroprothallium, die Mikroprothallien aus Mikrosporen, die Mikrosporen in Tetraden aus Sporenmutterzellen. Vergleichen wir *Cycas* mit *Selaginella*, so ergibt sich: Die Pollenmutterzellen sind Mikrosporenmutterzellen, die Pollenkörner Mikrosporen, die mehrzelligen, aus je einem Pollenkorn entstehenden Gewebe Mikroprothallien. Schwierigkeiten bietet die Abgrenzung des Antheridiums im *Cycas*-Mikroprothallium, aber an der Homologie der Zellen, die bei *Cycas* und die bei *Selaginella* die Spermatozoiden liefern, kann nicht gezweifelt werden.

Die Cycadeen stimmen also in allen wesentlichen Zügen mit den heterosporen Farnen in ihren Gametophyten überein. Die Unterschiede sind von keiner prinzipiellen Bedeutung. Die eine im Makrosporangium sich entwickelnde Makrospore keimt stets am Orte ihrer Entstehung, die Mikrosporen keimen in der Pollenkammer des Makrosporangiums. Keimung der Mikrosporen am Orte ihrer Entstehung kommt, wie wir sahen, auch bei *Selaginella* und *Salvinia* vor. *Salvinia* stimmt in der Einzahl der Makrosporen im Makrosporangium mit den Cycadeen überein. Hier wie dort schlagen drei Makrosporen der einen sich weiter entwickelnden Tetrade fehl, so daß nur eine keimfähige Makrospore übrigbleibt. Die Selaginellen mit Makrosporenkeimung im Makrosporangium sind insofern interessant, als bei ihnen die Mikrosporen in die halbgeöffneten Makrosporangien hineinfallen und ebenfalls dort keimen, so daß Mikroprothallien neben Makroprothallien zu liegen kommen.

Eine der Pollenkammer von *Cycas* entsprechende Mikrosporenkammer gibt es bei *Selaginella* und auch bei den übrigen rezenten heterosporen Farnen nicht, dagegen kommen bei den fossilen, zwischen den gewöhnlichen Farnen und den Cycadeen stehenden *Cycadofilices* Mikrosporenkammern von ganz ähnlicher Ausbildung wie bei den Cycadeen vor.

Verfolgen wir das Schicksal der befruchteten Eizelle der Cycadeen, so zeigt sich, daß sie ähnlich wie die der heterosporen Farne eine Sporophylle tragende Pflanze liefert. Es entsteht aber nicht gleich in fortlaufender Entwicklung die fertige *Cycas*-Pflanze, sondern nach einiger Zeit wird die Entwicklung unterbrochen. Wenn der aus der Eizelle entstandene Embryo, die unfertige *Cycas*-Pflanze, einen Teil des Makroprothalliums aufgezehrt hat, pflegen die Makrosporangien abzufallen. Man bezeichnet sie in diesem Zustande seit alter Zeit als Samen (Fig. 3, 4). Ein Same ist also ein Makrosporangium, das einen Prothalliumrest und einen Embryo mit — bei den Cycadeen — meist zwei Keimblättern umschließt. Das Integument des Sporangiums heißt am Samen Samenschale, der Nucellus (oder der Nucellusrest) Perisperm und das Prothallium Endosperm. Der Same kann längere Zeit ruhen und dabei seine Keimfähigkeit

Samenbildung.

bewahren. Wird seine Ruhe unterbrochen, so entsteht aus ihm eine *Cycas*-Pflanze, und zwar entweder eine, die neben Assimilationsblättern nur Blätter mit Mikrosporangien (Mikrosporophylle) oder nur solche mit Makrosporangien (Makrosporophylle) trägt. Beide Blattarten zusammen auf einer Pflanze kommen bei Cycadeen nicht vor.

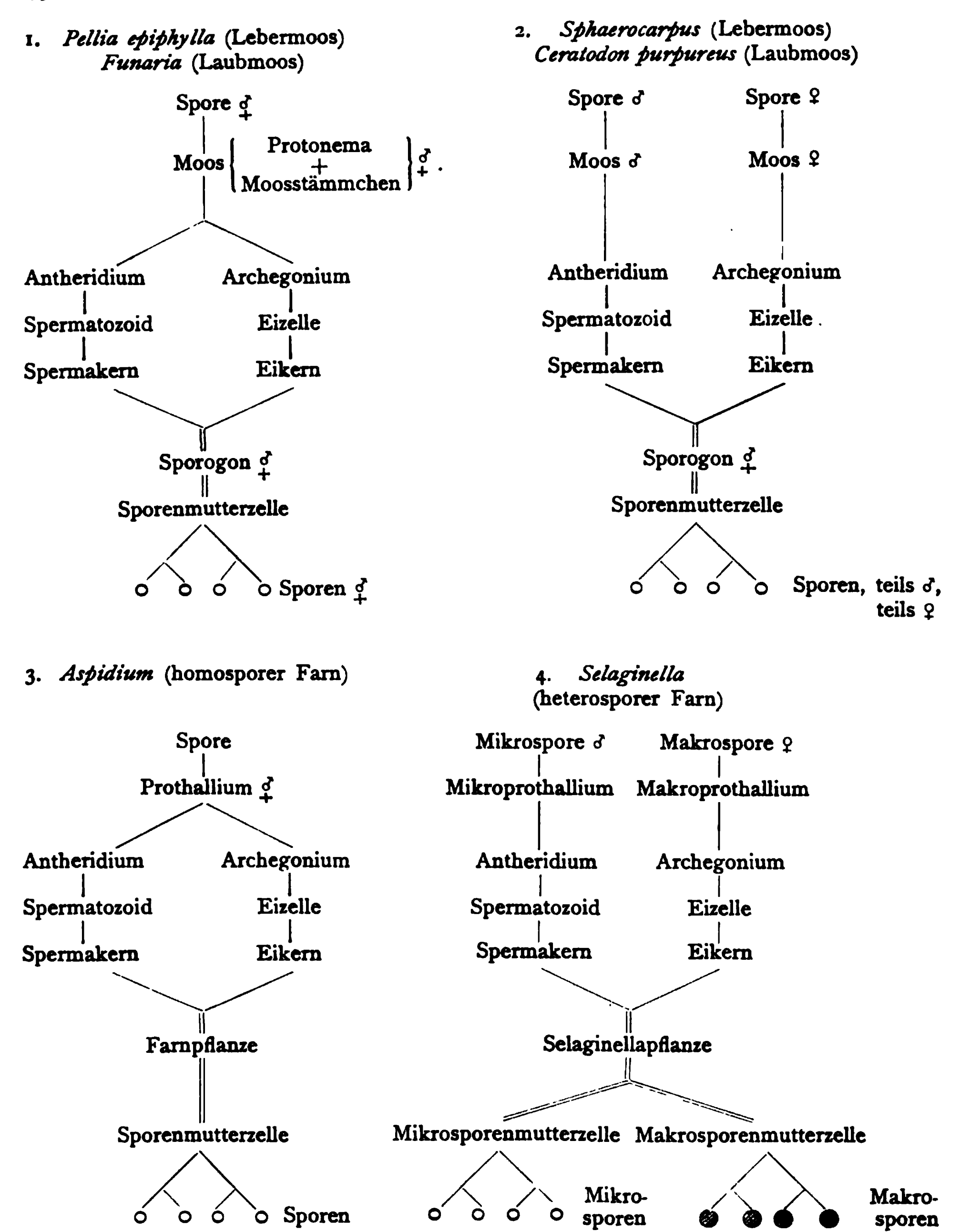
Vergleich der Cycadeen- und Farnblätter.

Ein Vergleich der Blätter der Cycadeen mit denen der homo- und heterosporen Farne ist von höchstem Interesse. Bei den gewöhnlichen homosporen Farnkräutern (*Pteris*, *Aspidium* mit Verteilung der Sori über fast das ganze Blatt, *Osmunda* mit Beschränkung der Sori auf gewisse Blatteile) stehen die sporentragenden Blätter zugleich im Dienst der Ernährung (Assimilation). Eine Ausnahme machen von den deutschen Arten nur *Blechnum*, *Allosorus* und *Struthiopteris*. Bei diesen Gattungen ist zwischen den Blättern Arbeitsteilung eingetreten. Wir können Blätter unterscheiden, die der Assimilation dienen, von solchen, deren Hauptaufgabe in der Sporenproduktion besteht. Die heterosporen Farne haben dreierlei Blätter: Assimilationsblätter, Mikrosporophylle und Makrosporophylle, entweder auf derselben Pflanze, wie *Selaginella* und die übrigen rezenten heterosporen Farne, oder auf zwei verschiedenen Pflanzen, wie die *Cycadofilices*. Die letzteren bieten hervorragendes Interesse für die Ableitung der Sporophylle der Cycadeen. Sie besaßen Blätter von der Art, wie sie unsern gewöhnlichen Farnkräutern (z. B. *Aspidium*) zukommen. Die Makrosporophylle trugen zahlreiche Makrosporangien mit Integumenten, die Mikrosporophylle zahlreiche Mikrosporangien. Einen ähnlichen Zustand haben wir auch bei den Vorfahren der Cycadeen anzunehmen. Durch Reduktion entstanden Sporophylle von der Form, wie wir sie bei den rezenten Arten finden. Besonders die Makrosporophylle sind in dieser Beziehung interessant. Bei *Cycas revoluta* sind noch seitliche Makrosporangien in größerer Zahl (etwa drei Paare) vorhanden, der Endteil des Sporophylls besitzt noch deutliche Fiederteilung wie die Assimilationsblätter. Bei einzelnen Arten der Gattung *Cycas* sinkt die Zahl der Makrosporangien auf zwei, die niedrigste Zahl, die überhaupt erreicht wird, während sich der Endlappen des Sporophylls mehr und mehr verkleinert. Bei einigen Gattungen (*Zamia*, *Ceratozamia*) haben die Makrosporangien eine Verlagerung erfahren, so daß sie statt seitwärts mit ihrem Mikropylende achsenwärts gerichtet sind. In diesem Falle schließen sich die schuppenförmigen Sporophylle zu Zapfen von oft enormer Größe zusammen, deren oberste und unterste Schuppen steril zu sein pflegen. Die Arbeitsteilung ist fortgeschritten: einzelne Sporophylle haben Schutzfunktion übernommen.

Generationswechsel der Moose, Farne und Cycadeen (Vergleich).

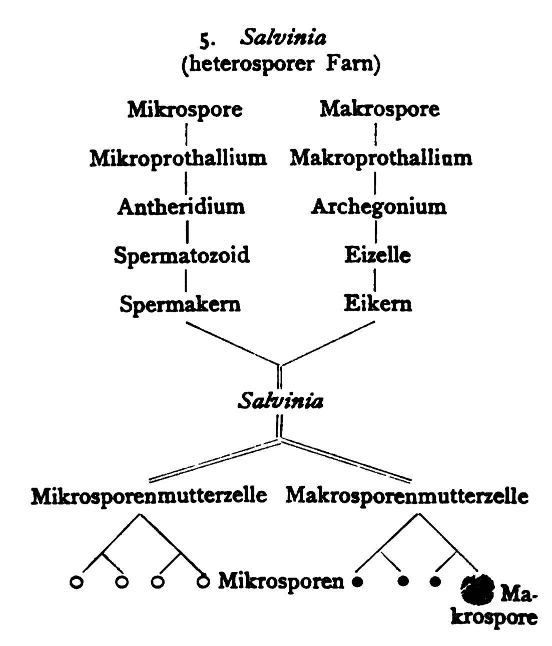
Es wird gut sein, die Fortpflanzungsverhältnisse der Moose, Farne (homo- und heterospor) und der Cycadeen noch einmal schematisch zusammenzustellen und an die Schemata einige allgemeine Bemerkungen zu knüpfen.

Die Schemata sind so entworfen, daß der Entwicklungsgang jedesmal als mit der Keimung der Sporen beginnend und mit der Fertigstellung der Sporen abschließend gedacht wird. Homologe Glieder einer und derselben und verschiedener Pflanzen stehen in gleichen Zeilen.



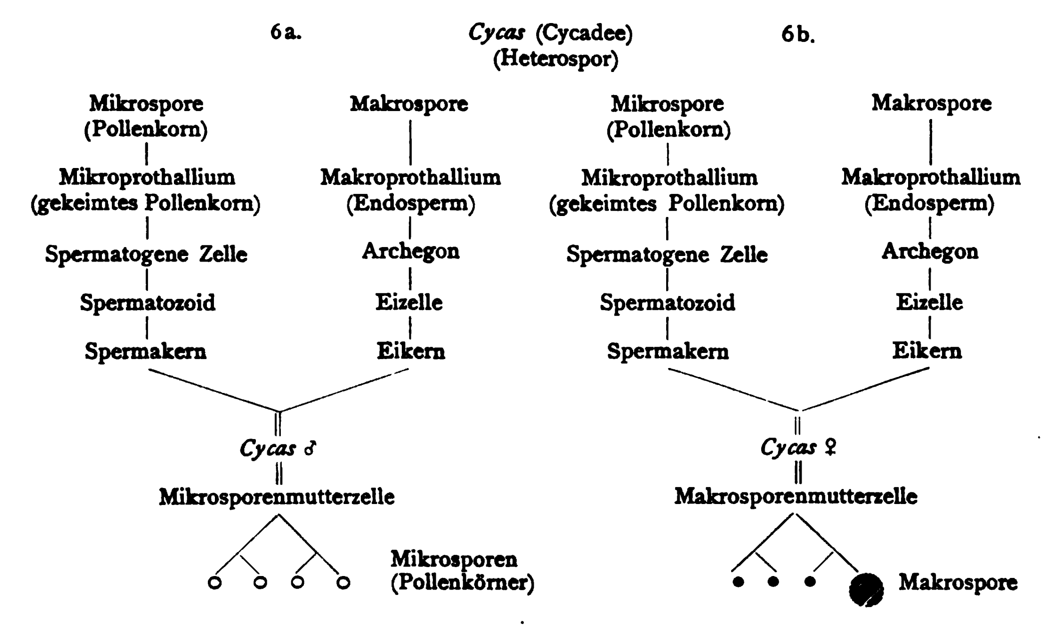
Dem Moos (Protonema — Moosstämmchen) ist das Prothallium der homosporen Farne homolog und beide sind homolog den Mikro- und Makroprothallien. Dem Moossporogon sind morphologisch gleichwertig die homospore und heterospore Farnpflanze und die beiderlei *Cycas*-Pflanzen.

Alle dargestellten Pflanzen besitzen Generationswechsel im Hofmeisterschen Sinne. Der Gametophyt nimmt seinen Ausgangspunkt von der Spore



und schließt mit der Bildung der Sexualzellen, der Sporophyt beginnt mit dem Moment der Vereinigung der Sexualzellen und endet mit der Sporenbildung.

Beträgt die Zahl der Chromosomen bei der Kernteilung im Gametophyten X, so ist sie im Sporophyten 2 X. Die Verdoppelung findet beim Sexualakt statt. Die Normalzahl wird bei der Sporenbildung (Sporogenese) durch die sog. Reduktionsteilung wieder hergestellt. In den Fällen, wo Mikro- und Makrosporen vorhanden sind, tritt sowohl bei der Mikro- wie bei der Makrosporogenese Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte ein.



Bei *Funaria*, *Pellia* (Schema 1) und *Aspidium* (Schema 3) trägt der Gametophyt beiderlei Sexualorgane, ist also ein Zwitter. Bei *Sphaerocarpus* (Schema 2), *Selaginella* (Schema 4), *Salvinia* (Schema 5) und *Cycas* (Schema 6, a und b) ist jeder Gametophyt eingeschlechtig, also entweder ♂ oder ♀. In den Fällen, in denen die Gametophyten Zwitter sind, müssen die Sporen, aus denen sie entstanden sind, ebenfalls zwitteriger Natur gewesen sein, in allen an-

deren Fällen dagegen teils männlicher, teils weiblicher (Schema 2, 4 und 5, 6). Diese Sporen mit verschiedenem Geschlecht werden in gewissen Fällen (bei *Ceratodon purpureus*, *Sphaerocarpus* — Schema 2), in einem und demselben Behälter (Sporogon) gebildet, und zwar ist bei *Sphaerocarpus* ziemlich sicher die eine Hälfte der Sporen jeder Tetrade männlich, die andere Hälfte weiblich. Während in diesem Falle beiderlei Sporen morphologisch nicht unterscheidbar sind, haben sie bei den heterosporen Farnen ungleiche Größe. Die ♂ (Mikrosporen) sind kleiner als die ♀ (Makrosporen). Mikro- und Makrosporen sitzen in verschiedenen Sporangien, aber auf derselben Pflanze. Bei *Cycas* endlich gibt es zweierlei Sporophyten, solche mit Mikro- und solche mit Makrosporen. Kurz zusammengefaßt sind also die Geschlechtsverhältnisse der Moose, Farne und Cycadeen folgende:

1. Fall. Gametophyt mit beiderlei Sexualorganen, Sporophyt mit einerlei Sporen (zwitterig) im Sporangium (Schema 1 und 3).

2. Fall. Gametophyt mit männlichen Sexualorganen und Gametophyt mit weiblichen Sexualorganen. Sporophyt mit gleich großen Sporen von verschiedenem Geschlecht in demselben Sporangium (Schema 2).

3. Fall. Gametophyt mit männlichen Sexualorganen und Gametophyt mit weiblichen Sexualorganen. Sporophyt mit Mikro- und Makrosporen von verschiedenem Geschlecht in zweierlei Sporangien (Schema 4 und 5).

4. Fall. Gametophyt mit männlichen Sexualorganen und Gametophyt mit weiblichen Sexualorganen. Zweierlei Sporophyten, der eine mit Mikrosporen in Mikrosporangien, der andere mit Makrosporen in Makrosporangien (Schema 6).

Generationswechsel der Ginkgoaceen.

b) Ginkgoaceen. Mit den Cycadeen stimmt die Gattung *Ginkgo* in der Fortpflanzung sehr weitgehend überein. Auch sie besitzt Spermatozoiden, die zu zwei in jedem Mikroprothallium gebildet werden und die viele Cilien tragen. Die weiblichen Prothallien sind von der Größe eines Mandelkernes und enthalten zwei Archegonien. *Ginkgo* bildet Mikrosporophylle (mit je zwei Mikrosporangien [Pollensäcken]) und Makrosporophylle auf verschiedenen Pflanzen.

Generationswechsel der Coniferen.

c) Coniferen. Dieselbe Verteilung der Sporophylle kommt auch bei den Coniferen vor, doch können bei ihnen Mikro- und Makrosporophylle auch auf der gleichen Pflanze sitzen. In diesem Falle sind niemals beiderlei Sporophylle, wie etwa bei *Selaginella*, zu einem Stand vereint, sondern die Mikrosporophylle bilden Stände für sich und die Makrosporophylle ebenfalls, vorausgesetzt, daß überhaupt mehrere Sporophylle einer Art beieinander stehen, was nicht immer zutrifft. Über die morphologische Deutung der Sporophyllstände, vor allem der Makrosporophyllstände (meist Zapfen), ist bisher eine Einigung nicht erzielt. Wir können die Frage hier um so eher beiseite lassen, als über die Homologie der Mikrosporangien und Makrosporangien· mit denen der Cycadeen und damit der Farne Meinungsverschiedenheiten nicht wohl bestehen können.

Mikrosporangium.

Die Mikrosporangien zeigen trotz außerordentlich großer äußerer Verschiedenheiten im Prinzip überall die gleiche Entwicklung und die gleiche Gewebedifferenzierung in Wand, Tapetenschicht (Nährschicht) und sporogenes Ge-

webe. Die Mikrosporen- (Pollen-) Mutterzellen liefern fast alle je eine Tetrade von Mikrosporen oder Pollenkörnern (Fig. 4, 6—8).

Die Makrosporangien besitzen ein Integument (Fig. 4, 1b, 2b), wie die der Cycadeen und Ginkgoaceen. Eine wohl ausgebildete Pollenkammer fehlt dem Nucellus. Im Verhalten des sporogenen Gewebes im Nucellus lassen sich bei den verschiedenen Coniferengattungen mehrere Stufen unterscheiden. Um sie

Makrosporangium.

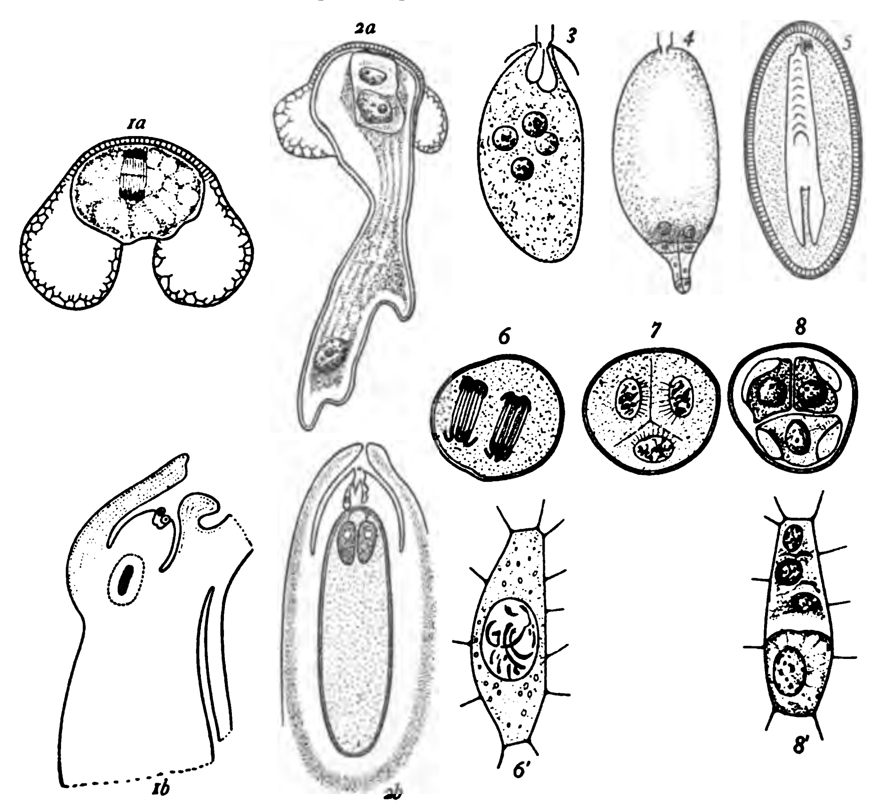


Fig. 4. Coniferenentwicklung, schematisch. Das Pollenkorn (1a) keimt mit einem Schlauch (2a). In der Samenknospe (1b) entsteht aus der Makrospore das ♀ Prothallium mit Archegonien (2b). Aus einer befruchteten Eizelle geht ein Embryo (Sporophyt) hervor (3, 4, 5), der Mikro- (6, 7, 8) und Makrosporentetraden (6', 8') entwickelt.

richtig beurteilen zu können, müssen wir uns daran erinnern, daß die Coniferenmakrosporangien phylogenetisch auf Homosporangien mit vielen Sporenmutterzellen zurückgehen, aus denen sich viele Tetraden entwickelten, ähnlich wie wir es heute in den Mikrosporangien noch sehen. Für die phylogenetisch ältesten Makrosporangien werden wir also die zu halten haben, die mehrere Tetraden bilden. Das sind die Makrosporangien von *Sequoia*. Bei dieser Gattung entwickeln sich aus dem sporogenen Gewebe mehrere Zellen zu Sporenmutterzellen. Es entstehen mehrere Tetraden aus je drei funktionsunfähigen und einer keimfähigen Makrospore. Infolgedessen sollte man im Makrosporangium mehrere Prothallien erwarten. Ihre Bildung wird auch eingeleitet, aber in der Regel verdrängt eines die anderen und zehrt sie völlig auf, so daß zur Zeit der Archegonreife nur eines übrig ist. Bei anderen Gattungen

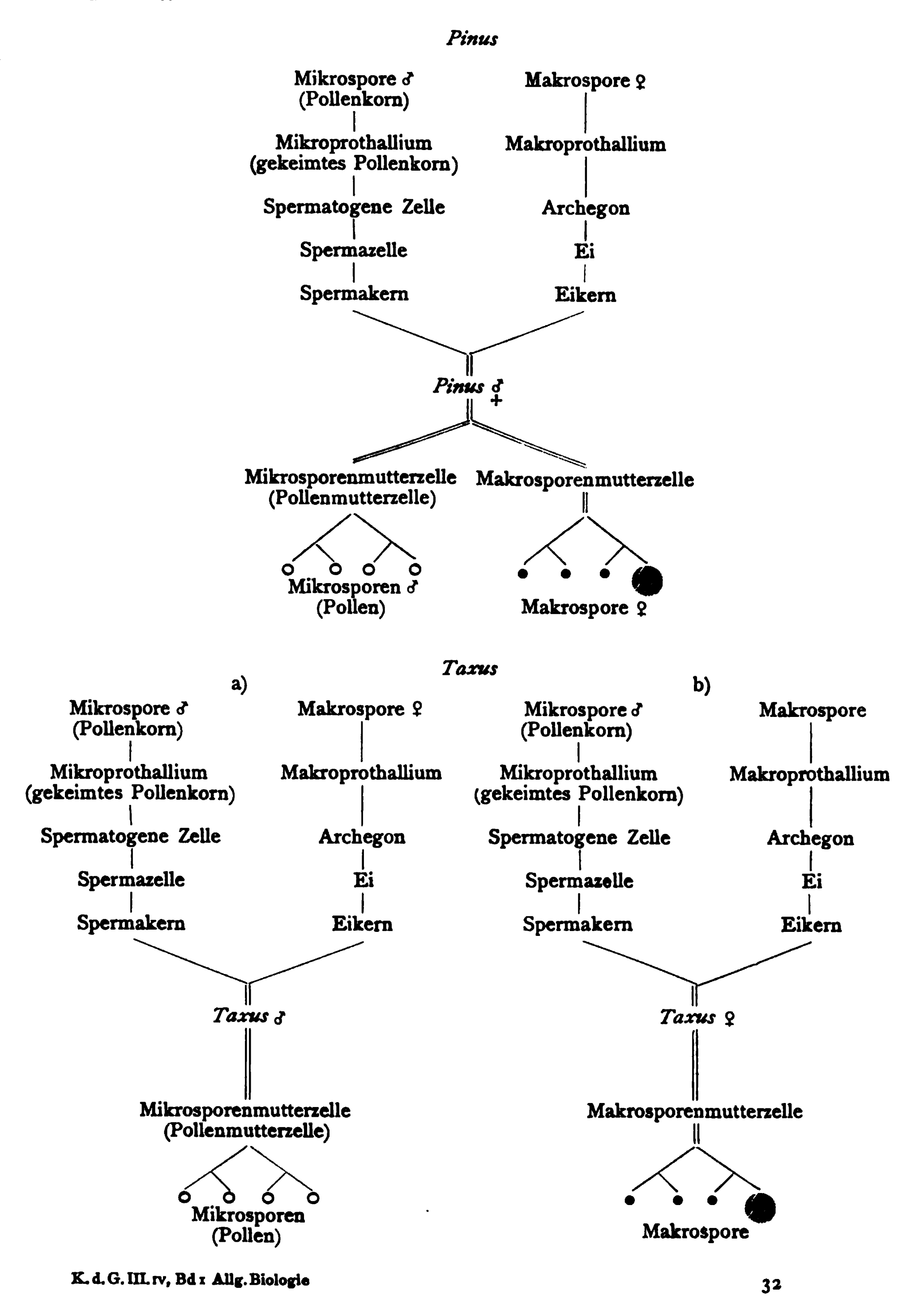
können zwei bis vier Tetraden entstehen. In der Regel bildet sich jedoch nur eine einzige mit einer keimfähigen Makrospore (Fig. 4, 1b, 6, 8), so daß nur ein Makroprothallium entstehen kann. Die Tetradenteilung geht meist so vor sich, daß die Sporenmutterzelle zuerst durch eine Querwand in eine kleinere, dem Nucellusscheitel zugekehrte obere und eine größere, untere Zelle zerlegt wird, die sich beide zum zweiten Male teilen. Die obere wird ungefähr halbiert, während die untere in zwei ungleiche Teile zerlegt wird, deren kleinerer oben liegt. In seltenen Fällen bleibt die zweite Teilung der oberen Zelle aus. Der Teilungsschritt kann gespart werden, weil er für die folgenden Entwicklungsvorgänge belanglos ist.

Prothallium. Die Prothallien der homosporen Farne tragen Archegonien in größerer Zahl und die größere Archegonzahl blieb, wie wir sahen, bei einer Anzahl heterosporer Farne erhalten. Die Makroprothallien von *Salvinia*, *Azolla*, *Isoëtes* und *Selaginella* konnten alle viele Archegonien erzeugen. Wir werden also die Prothallien der Coniferengattungen für ursprünglich halten dürfen, deren Archegonzahl groß ist. Auch in dieser Beziehung gehört zweifellos die Gattung *Sequoia* zu den primitivsten. Bei ihr tragen die Makroprothallien viele Archegonien, die über den größten Teil der Prothalliumoberfläche verteilt sind. Bei *Pinus* und anderen bekannteren Gattungen sind die zwei bis acht Archegonien meist auf den Scheitel des Makroprothalliums beschränkt (Fig. 4, 2b). Während bei *Pinus* jedes Archegon vom benachbarten durch mehrere Schichten steriler Zellen getrennt ist, grenzen bei *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Juniperus* und anderen Gattungen die Archegonien unmittelbar aneinander.

Der Bau der Mikroprothallien der Coniferen ist leicht zu verstehen, wenn man sie mit denen der Cycadeen und Ginkgoaceen vergleicht. Die Coniferen-Mikrosporen besitzen teils zwei Luftsäcke (Fig. 4, 1a) (viele Abietineen, Podocarpeen u. a.), teils sind sie luftsackfrei. Ihre Keimung beginnt bereits im Mikrosporangium, das sie zwei- oder dreizellig verlassen. Durch den Wind werden sie zu den Makrosporangien (Samenanlagen) getragen und gelangen durch die noch weit geöffnete Mikropyle auf die Nucellusspitze, auf der die Keimung weitergeführt wird. Bei vielen Coniferen wachsen die Mikroprothallien außerordentlich langsam. Bei *Pinus silvestris* vergeht ein volles Jahr vom Beginn der Pollenkornkeimung bis zur Prothalliumreife.

Bei der Bildung der Mikroprothallien vom *Pinus*-Typus wird jede Mikrospore durch Bogenwände in mehrere kleine aneinandergrenzende Zellen und eine große, die vegetative oder Schlauchzelle, zerlegt. Die äußersten der kleinen Zellen können bald degenerieren, während die innerste in eine Stielzelle und eine größere Zelle geteilt wird (Fig. 4, 2a). Die letztere liefert zwei Spermazellen mit je einem Spermakern. Die Spermazellen lösen sich bald los und wandern in den aus der Schlauchzelle an beliebiger Stelle hervorwachsenden Pollenschlauch ein. Bei *Pinus silvestris* und wohl auch bei anderen Arten und Gattungen erweitert und verästelt sich der Schlauch anfangs sehr stark, so daß er fast die ganze Nucellusspitze durchwuchert. Erst später entsteht aus dem erweiterten Teil ein zylindrischer Schlauch, der direkt auf eines der Archegonien zuwächst und zwischen dessen Halszellen hindurch ins Ei eindringt. Der Pol-

lenschlauch öffnet sich an der Spitze und läßt einen Kern einer der Spermazellen austreten, der sich dem Eikern nähert und nach einiger Zeit mit ihm verschmilzt.



Etwas einfacher gestaltet sich die Mikroprothallienentwicklung beim *Cupressus*-Typus, bei dem jede Mikrospore zuerst nur in zwei Zellen zerfällt, eine kleine, bikonvexlinsenförmige und eine größere, die Pollenschlauchzelle. Die kleine Zelle wird in eine kleine äußere, die Stielzelle, und eine größere innere, die Mutterzelle, für die Spermazellen zerlegt. Bei *Cupressus Goweniana* entstehen Spermazellen in größerer Zahl, bei *Biota*, *Juniperus*, *Cephalotaxus*, *Cupressus* zu zweien, von denen bei *Taxus* frühzeitig eine rückgebildet wird, so daß nur eine mit einem Spermakern übrig bleibt. Die Befruchtung geht wie beim *Pinus*-Typus vor sich.

Befruchtung. Nach der Befruchtung entsteht an dem vom Nucellusscheitel abgekehrten Archegonende ein aus mehreren Zellen (oft in Etagen) aufgebauter Proembryo (Fig. 4, 4). Durch Streckung einiger seiner Zellen wird eine kleine Zellgruppe bis etwa in die Mitte des Prothalliums hinabgesenkt und wird hier zum Embryo, an dem man eine mikropylwärts gerichtete Radicula, einen ihr gegenüberliegenden Stammscheitel und zwei bis mehrere Cotyledonen unterscheidet (Fig. 4, 5). Die Verhältnisse der Samenbildung stimmen im Prinzip mit denen der Cycadeen überein, bedürfen also keiner erneuten Besprechung.

Homologien. Die Homologien der Coniferen mit den Cycadeen und durch deren Vermittlung mit den Farnen liegen klar. Die Coniferen folgen in ihrem Entwicklungsgang, soweit sie Mikro- und Makrosporophylle auf einer Pflanze tragen, dem Schema 5 (S. 493), soweit bei ihnen Mikro- und Makrosporophylle auf zwei Pflanzen verteilt sind, dem Schema 6 (S. 493) von *Cycas*. (Vgl. Schemata S. 497.)

Auch bei den Coniferen besteht Generationswechsel. Die Mikro- und Makroprothallien repräsentieren den Gametophyten. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß die Makrosporen wie bei den Cycadeen auf der Pflanze, die sie erzeugte, keimen und Makroprothallien bilden, und daß ebenfalls die Mikrosporen auf der Makrosporen tragenden Pflanze gleichsam parasitieren. Die Erzeugung der Geschlechtszellen bleibt Eigentümlichkeit der Gametophytgeneration, trotzdem diese im Sporophyten steckt.

Was aus der befruchteten Eizelle hervorgeht, ist Sporophytgeneration. Es ist also zeitweise eine Sporophytgeneration durch Vermittlung eines weiblichen Gametophyten in embryonaler Form in die vorhergehende eingeschachtelt. Eine Befreiung tritt erst ein, wenn bei der Keimung des Samens der Keimling sich aus der Samenschale herausarbeitet, denn die Samenschale gehört als Teil des Makrosporangiums dem vorhergehenden Sporophyten an. Auch bei den Coniferen hat die Gametophytgeneration — von der Spore zur Geschlechtszelle — in ihren Kernen die einfache, die Sporophytgeneration die doppelte Chromosomenzahl. Nach Ablauf der Sporogenese ist die einfache Chromosomenzahl durch Reduktionsteilung wiederhergestellt.

d) Gnetaceen. Einen Übergang von der Fortpflanzungsweise der Coniferen zu der der Angiospermen zeigen die Gnetaceen. Während die Gattung *Ephedra* noch weibliche Prothallien aus parenchymatischem Gewebe mit typischen Archegonien besitzt, wird bei *Welwitschia* (*Tumboa*) und *Gnetum* die Gewebebildung entweder teilweise (am oberen Prothalliumende) oder ganz

unterdrückt. Archegonbildung, deren Bedeutung in nichts anderem als der Isolierung gewisser Zellen, der weiblichen Geschlechtszellen, aus dem Gewebeverband liegt, wird dadurch überflüssig. Die Einzelheiten können hier um so eher übergangen werden, als im Prinzip dasselbe in den Makrosporangien (Samenanlagen) der Angiospermen wiederkehrt.

Generationswechsel der Angiospermen.

e) Angiospermen. Was man bei den Angiospermen Blüte nennt, besteht in differenziertester Form aus dem Perianth (Perigon oder Kelch und Krone), den Staubblättern (Mikrosporophyllen) und den Fruchtblättern (Makrosporo-

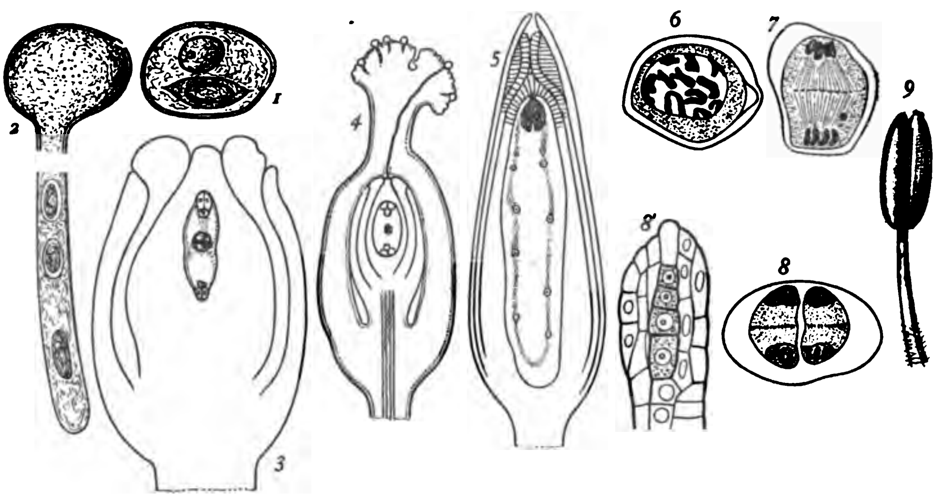


Fig. 5. Angiospermenentwicklung, schematisch. Pollenkornkeimung (1, 2), Makrosporangium mit entwickeltem Embryosackinhalt, oben Synergiden und Eizelle, in der Mitte die Polkerne, unten die Antipoden (3), Befruchtung (4), Samenanlage (Makrosporangium) mit Embryo (5), Pollenbildung (Mikrosporogenese) (6, 7, 8), Makrosporogenese (8'), Staubblatt (9).

phyllen), die entweder einzeln oder zu mehreren zusammen geschlossene Behälter für die Samenanlagen (Makrosporangien) bilden, die sog. Fruchtknoten.

Mikrosporen.

Die Homologie der Staubblätter mit den Mikrosporophyllen und der Fruchtblätter mit den Makrosporophyllen ist bei den Angiospermen ebenso zweifelsfrei wie bei den Coniferen. Alle wesentlichen Phasen der Entwicklung der Staubblätter der Angiospermen (Fig. 5, 9) stimmen mit denen der Gymnospermen überein. Die Pollenkörner (Mikrosporen) (Fig. 5, 1) pflegen auch bei den Angiospermen bereits im Pollensack (Mikrosporangium) mit ihrer Keimung zu beginnen. Sie werden in zwei Zellen, eine kleine generative, die später zwei Spermazellen oder Spermakerne liefert, und eine größere vegetative geteilt, aus der der Pollenschlauch hervorgeht (Fig. 5, 2). Die generative Zelle bildet eine Stielzelle, wie sie bei den Coniferen auftritt, nicht mehr aus. Die Mikroprothallien der Angiospermen sind also denen der Coniferen gegenüber vereinfacht.

Makrosporen.

Auch die Entwicklung der Makrosporangien verläuft bei den Angiospermen ähnlich wie bei den Coniferen. Von einer Schilderung der verschiedenen Formen der Makrosporangien kann hier abgesehen werden. Mag die Samenanlage (Makrosporangium) gerade oder gekrümmt, mit einem oder mit zwei Integumenten versehen sein, stets findet sich im Nucellus ein sporogenes Gewebe, von dem eine oder seltener mehrere Zellen in Tetradenteilung eintreten.

In dem bei den Angiospermen verbreitetsten Falle ist eine Tetrade aus drei kleinen, mikropylwärts gelegenen, und einer großen, von der Mikropyle abgekehrten Zelle vorhanden (Fig. 5, 8'). Allein die letztere funktioniert als Makrospore. Sie keimt im Sporangium in der Weise, daß aus ihrem Kern, wie bei den Coniferen, zuerst zwei, dann vier und schließlich acht Kerne entstehen, von denen zwei zu Synergiden, drei zu Antipoden und zwei zu Polkernen werden, während einer den Eikern liefert. Die Lage der Synergidenzellen, der Antipodenzellen, der Eizelle und der Polkerne im Hohlraum des Makrosporangiums, dem Embryosack, ist aus Fig. 5, 3 zu entnehmen.

Besondere Fälle der Embryosackentwicklung.

In neuerer Zeit zeigt sich immer mehr, daß von dieser Regel zahlreiche Ausnahmen vorkommen. Die Ausnahmen beziehen sich erstens auf die Tetradenteilung: der wichtigste Ausnahmefall ist der, daß die Tetradenteilung ohne Wandbildung verläuft. Statt der zu erwartenden vier Sporen (Zellen) bilden sich vier Kerne, die man wohl am besten als Sporenkerne bezeichnet, da sie Homologa von Sporenkernen sind. Von den drei bei der Tetradenbildung normalerweise auftretenden Wänden können auch bloß zwei oder eine fehlen. Das Fehlen der Wände ändert an den Homologieverhältnissen nichts. In den Mikrosporangien treten bei all den Pflanzen, bei denen bei der Makrosporenbildung die Wände fehlen, noch Wände auf. An der Homologie der Reduktionsteilungsschritte der Mikro- mit denen der Makrosporgenese kann nicht wohl gezweifelt werden. Zweitens kommen Abweichungen vom Normalfall insofern vor, als die Zahl der Kerne im Embryosack nicht immer acht beträgt, sondern bisweilen auf vier sinken oder auf 16 steigen kann. Diese kurzen Angaben müssen hier genügen. Die Forschungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß die Vorgänge der Embryosackentwicklung weit mannigfaltiger sind, als man bisher geglaubt hat. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es gelingt, die Lücke, die zwischen den Gymnospermen und Angiospermen noch immer klafft, auszufüllen und zu zeigen, wie sich der Embryosackinhalt der Angiospermen aus einem ♀ Prothallium vom Charakter desjenigen der Gymnospermen entwickelt hat.

Befruchtung.

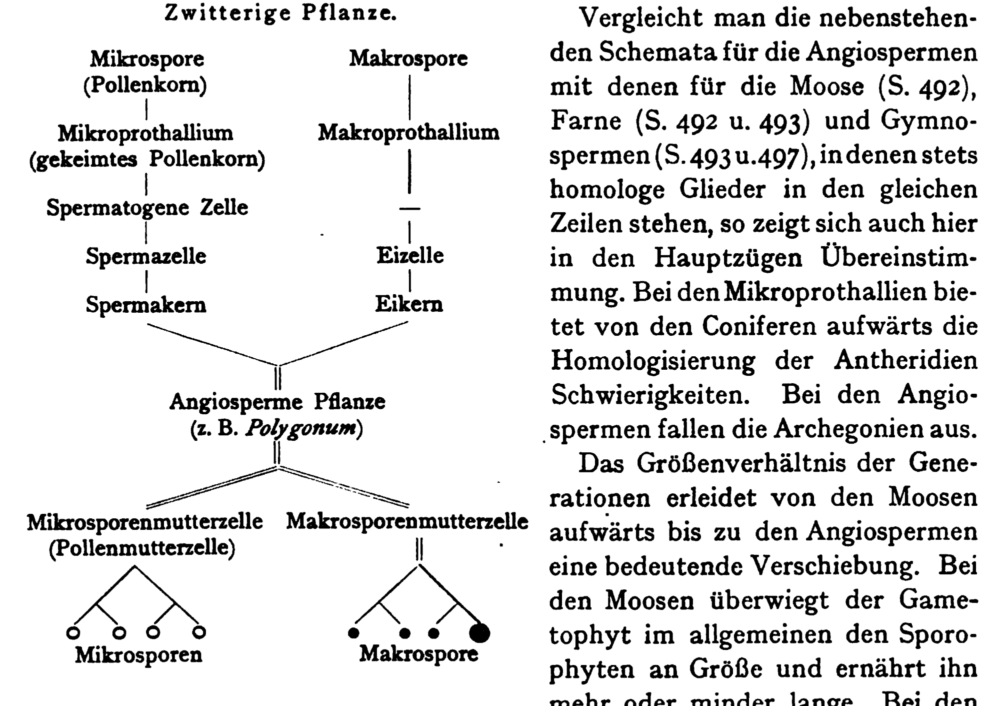
Die Befruchtung geschieht bei den Angiospermen in der Weise, daß einer der beiden durch Vermittlung des Pollenschlauches (Fig. 5, 4) zum Embryosack geleiteten Spermakerne mit dem Eikern, der andere mit den Polkernen oder ihrem Verschmelzungsprodukt sich vereinigt. Der Fall einiger vierkernigen Embryosäcke, die nur je einen Polkern besitzen, ist dabei außer acht gelassen. Die befruchtete Eizelle liefert den Embryo, während aus der Verschmelzung der Polkerne mit einem Spermakern ein Nährgewebe, das sekundäre Endosperm, hervorgeht (Fig. 5, 5).

Same.

Später fällt das Makrosporangium mit dem in ihm enthaltenen Embryo als Same ab. Nach längerer oder kürzerer Pause geht aus dem Samen eine neue Pflanze hervor, die entweder beiderlei Sporangien (zwitterige Pflanzen — Sporangien in einer Blüte —, einhäusige Pflanzen —

Sporangienverteilung.

Sporangien in verschiedenen Blüten —) oder bloß einerlei Sporangien (zweihäusige Pflanzen) tragen kann. Der Entwicklungsgang ist also entweder wie nebenstehend:

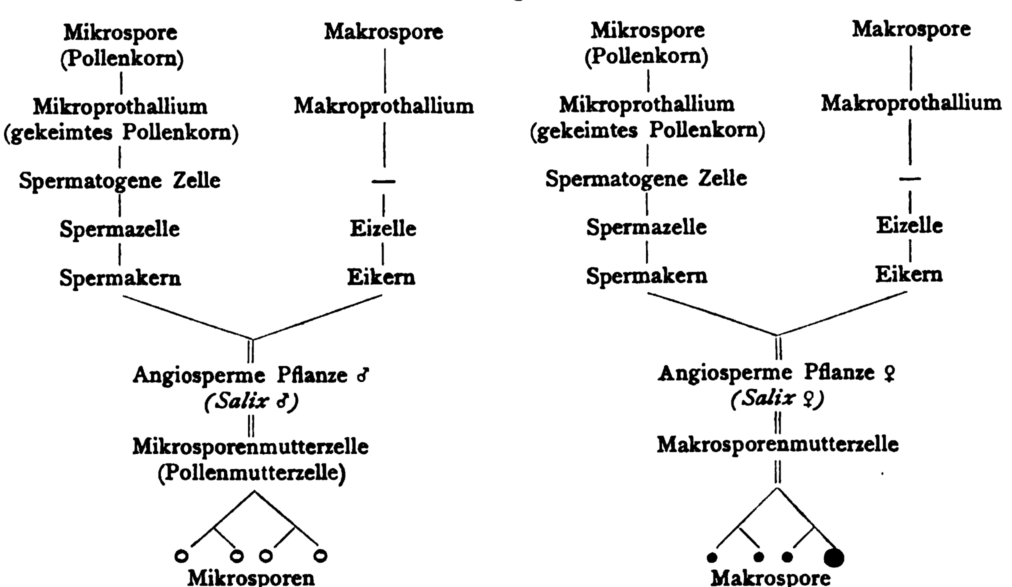


Größenverhältnis der Generationen.

Vergleicht man die nebenstehenden Schemata für die Angiospermen mit denen für die Moose (S. 492), Farne (S. 492 u. 493) und Gymnospermen (S. 493 u. 497), in denen stets homologe Glieder in den gleichen Zeilen stehen, so zeigt sich auch hier in den Hauptzügen Übereinstimmung. Bei den Mikroprothallien bietet von den Coniferen aufwärts die Homologisierung der Antheridien Schwierigkeiten. Bei den Angiospermen fallen die Archegonien aus.

Das Größenverhältnis der Generationen erleidet von den Moosen aufwärts bis zu den Angiospermen eine bedeutende Verschiebung. Bei den Moosen überwiegt der Gametophyt im allgemeinen den Sporophyten an Größe und ernährt ihn mehr oder minder lange. Bei den

oder so:



Pflanzen von den Farnen aufwärts kehrt sich das Größenverhältnis immer mehr um. Die relative Größe des Gametophyten wird immer geringer und der Gametophyt wird vom Sporophyten in seiner Ernährung immer abhängiger. Bei den heterosporen Farnen bekommen die Sporen den größten Teil der Stoffe,

die sie für ihre Entwicklung nötig haben, vom Sporophyten mit. Die Gametophyten leben also gleichsam auf Kosten der Sporophyten. Bei den Angiospermen ist die Abhängigkeit der beiderlei Gametophyten vom Sporophyten eine vollkommene: Mikro- und Makroprothallien parasitieren geradezu auf dem Sporophyten. Trotz der großen morphologischen Verschiedenheiten der Moose, Farne, Gymnospermen und Angiospermen darf für diese Pflanzenklassen die Homologienlehre als gut begründet gelten. Es drängt sich die Frage auf: Wie steht es mit einer Homologienlehre bei den Algen, Pilzen und Myxomyceten?

Generationswechsel der Algen.

D. Algen. Es muß zugegeben werden, daß wir über die Generationswechselverhältnisse bei den Algen und Pilzen noch recht mangelhaft unterrichtet sind, aber trotzdem wird man vermuten dürfen, daß alle sexuellen Algen und Pilze einen Generationswechsel besitzen. Trotz der Lücken in unserem Wissen soll eine Darstellung der Fortpflanzung der Algen und Pilze vom Standpunkt der Generationswechsellehre versucht werden. Zuerst mögen die Algen behandelt werden.

Fig. 6. Generationswechsel von Mesotaenium (a), Closterium (b) und Zygnema (c), Schema.

Grünalgen, Zygnemaceen.

Bei den bekannten Algen *Spirogyra* und *Zygnema* kopulieren bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entweder die Inhalte je zweier benachbarten Zellen eines und desselben Fadens oder je zweier einander gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden (Fig. 6c, 1). Im letzteren Fall sind stets die Zellen des einen Fadens die abgebenden, männlichen, die des anderen die aufnehmenden, weiblichen. Die einkernigen Geschlechtszellen (Gameten) verschmelzen in der weiblichen Zelle. Das anfangs zweikernige Kopulationsprodukt, die Zygote (Fig. 6c, 2) umgibt sich mit einer derben Haut, während ihre beiden Kerne verschmelzen, ruht längere oder kürzere Zeit und keimt dann zu einem Faden aus. Bei der Keimung verhält sich der Kern sehr merkwürdig. Er macht eine heterotypische Teilung durch und seine beiden Tochterkerne eine homoeotypische (Fig. 6c, 3, 4, 5). Diese beiden Teilungen entsprechen also der Tetradenteilung des Kernes der Sporenmutterzelle der höheren Pflanzen. Die Wandbildungsprozesse, die die Tetradenteilung bei den höheren Pflanzen meist begleiten, fallen hier aus. In dieser Beziehung ähneln die Zygoten von *Spirogyra* und *Zygnema* den Phanerogamenmakrosporangien, in denen bei der Tetradenteilung die Wandbildung unterdrückt wird. Daß es sich auch hier um eine Unterdrückung der Wand-

bildung handelt, dürfte aus dem Vergleich der *Spirogyra-* und *Zygnema*-Zygote mit der der verwandten *Mesotaeniaceen* hervorgehen, die bei der Keimung, wie die Sporenmutterzellen der höheren Pflanzen, vier einkernige Zellen liefert. So war es offenbar ursprünglich auch bei den Spirogyren. Jetzt schlagen von den vier Kernen drei fehl (Fig. 6c, 6) und es entsteht nur ein einkerniger Keimling.

Eine Mittelstellung zwischen *Mesotaenium* mit vier Keimlingen aus einer Zygote (Fig. 6a, 5) und *Spirogyra* nimmt die Desmidiacee *Closterium* ein. Die Gametenkopulation verläuft etwa wie bei *Spirogyra* (Fig. 6b, 1, 2). Der Zygotenkern macht eine wohl sicher heterotypische (Fig. 6b, 3) und die Tochterkerne machen eine homoeotypische Teilung (Fig. 6b, 4) durch. Die heterotypische Kernteilung ist mit Zellteilung verbunden, die homoeotypische nicht, so daß zwei zweikernige Zellen entstehen (Fig. 6b, 5), die aber bald durch Fehlschlagen je eines Kernes einkernig werden. Die Zygote liefert zwei Keimlinge (Fig. 6b, 6).

Die Pflanze repräsentiert also bei *Mesotaenium*, *Closterium* und *Spirogyra* den Gametophyten. Aus der Verschmelzung der Gameten geht der Sporophyt hervor, der im Gegensatz zu dem der Moose einzellig bleibt. Er zerfiel ursprünglich wohl bei allen Mesotaeniaceen, Desmidiaceen und Zygnemaceen in vier Gonenzellen. Jetzt ist das Verhältnis nur mehr bei den Mesotaenien erhalten, während bei *Closterium* noch eine, bei *Spirogyra* und Verwandten dagegen keine Zellteilung mehr durchgeführt wird.

Ulothrix. Wir haben Anhaltspunkte, aber keine sicheren Beweise dafür, daß sich andere grüne Algen ähnlich verhalten. Ich nenne *Ulothrix*, bei der zwei gleiche mit je zwei Cilien versehene Gameten (Isogamie) miteinander zu einer Zygote kopulieren, die bei der Keimung in vier Zellen zerfallen soll, ferner *Oedogonium* **Oedogonium.** und Verwandte, bei denen die Gameten in ♂ (Spermatozoiden) und weibliche (Eier) differenziert sind (Oogamie). Die Zygote, auch Oospore genannt, keimt mit vier beweglichen Zellen, Zoosporen. Auch bei *Vaucheria* dürfte der Sporophyt eine einkernige Zelle sein. Über die Kernverhältnisse bei der Keimung wissen wir nichts. Wir werden aber vermuten dürfen, daß sie denen der Gattung *Spirogyra* ähneln, da bekannt ist, daß bei der Keimung der *Vaucheria*-Oosporen Wände nicht auftreten.

Coleochaete. Etwas abweichend verhält sich die oogame *Coleochaete*. Die mit einer mehrzelligen derben Hülle versehene Oospore keimt nach einer längeren Ruhezeit. Die erste Kernteilung ist heterotypisch. Ihr folgt nicht, wie z. B. bei den anderen oben besprochenen Algen, nur eine Teilung, sondern mehrere, so daß eine größere Zahl von Zoosporen gebildet wird als z. B. bei *Oedogonium*. Schließen wir, wie bei *Oedogonium*, mit dem zweiten Teilungsschritt den Sporophyten ab, so erfolgen die über den zweiten Teilungsschritt hinausgehenden im Gametophyten. Die Zahl der Gametophyten, die aus einer Oospore hervorgehen, wird also bedeutend vermehrt. Allen beschriebenen Fällen, denen sich wahrscheinlich noch eine größere Anzahl anderer werden anreihen lassen — ich denke an die *Chlamydomonadaceae — Volvocaceae*, die *Scenedesmaceae*, *Cylindro-*

capsaceae, *Chaetophoraceae* usw. und an die *Characeae* —, ist das gemeinsam, daß die Pflanze der Gametophyt und die Zygote (Oospore) der Sporophyt ist.

Diatomeen. Ganz abweichend verhalten sich die Diatomeen, soweit bei ihnen überhaupt geschlechtliche Fortpflanzung als gesichert gelten kann. Bei *Rhopalodia* z. B. legen sich zum Zweck der Fortpflanzung zwei Individuen aneinander. Die Zellen öffnen sich und Kern und Protoplasten beginnen sich zu teilen. Es entstehen aus jedem der Zellinhalte zwei einkernige Ballen. Die Kerne jedes der vier Ballen teilen sich noch einmal, aber die Ballen selbst nicht, so daß jeder zweikernig wird. Je ein Kern wird rückgebildet und geht endlich ganz ein, so daß schließlich vier einkernige Zellen vorhanden sind, die als Gameten funktionieren und paarweise zu Zygoten (Auxosporen) verschmelzen. Jede Zygote liefert wieder eine Diatomeenzelle.

Vergleicht man das Verhalten jeder der beiden Diatomeenzellen mit dem der keimenden Zygote von *Closterium*, so sieht man, daß die Vorgänge völlig übereinstimmen. Sie sind offenbar homolog. Daraus ergibt sich, daß die Diatomee der Sporophyt ist und daß die Gametenzellen allein den Gametophyten ausmachen. Einige andere Diatomeen stimmen mit *Rhopalodia* überein.

Von Interesse ist des Vergleichs mit den Zygnemaceen wegen das Verhalten von *Surirella saxonica*. Jede Zelle dieser Diatomee verhält sich vor der geschlechtlichen Fortpflanzung so wie die keimende Zygote bei *Zygnema* und bei *Spirogyra*. Zwei aufeinanderfolgende Kernteilungsschritte, die von Zellteilung nicht begleitet sind, liefern vier Kerne, von denen drei kleiner und kleiner werden, bis sie endlich verschwinden. Bei *Surirella* wie bei *Rhopalodia* lassen die Kernteilungsvorgänge darauf schließen, daß ursprünglich bei diesen Diatomeen aus jeder Zelle vier Gonenzellen gebildet wurden, die direkt als Gameten funktionierten. Bei *Rhopalodia* ist ihre Zahl auf zwei, bei *Surirella* auf eine reduziert worden. Bei *Surirella* liefern also zwei kopulierende Individuen nur eine Zygote (Auxospore), während, wie wir sahen, bei *Rhopalodia* zwei entstehen. Daß die der Gametenbildung vorausgehenden Teilungsvorgänge wirklich mit Reduktion verbunden sind, darf nach neueren Untersuchungen als erwiesen gelten.

Diejenigen Diatomeen, die den eben beschriebenen Entwicklungsgang haben, fügen sich also der Hofmeisterschen Generationswechsellehre ungezwungen. Ob es gelingen wird, auch das Verhalten der übrigen untersuchten Gattungen, ich nenne nur *Cocconëis*, *Synedra*, *Achnanthes*, *Rhabdonema* und *Melosira*, mit der Lehre in Einklang zu bringen, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Jedenfalls sind die noch zu beseitigenden Schwierigkeiten, soweit man bis jetzt übersieht, sehr bedeutende.

Braunalgen. Bei den Phaeophyceen (Braunalgen) sind uns die Generationswechselverhältnisse nur von den Cutleriaceen, Dictyotaceen und Fucaceen bis zu einem gewissen Grade bekannt. Zu den am besten studierten Beispielen gehört *Dictyota dichotoma* mit oogamer Fortpflanzung. Von den bandförmigen, gabelig verzweigten Individuen dieser Gattung (Fig. 7, 2) tragen die einen nur Antheridien (Fig. 7, 3 a), die anderen nur Oogonien (Fig. 7, 3 b). Beiderlei Sexualorgane

Dictyota.

stehen in Haufen beisammen. Aus dem Kopulationsprodukt des Spermatozoids (Fig. 7, 4a) und der Eizelle (Fig. 7, 4b) entsteht eine den Geschlechtspflanzen im vegetativen Zustand durchaus ähnliche (Fig. 7, 5), aber Sporangien (Tetrasporangien) mit je vier nicht aktiv beweglichen Sporen (Tetrasporen [Fig. 7, 6—8]) tragende Pflanze. Jede Tetraspore (Fig. 7, 1 a u. b) liefert eine Geschlechtspflanze, und zwar entweder eine weibliche oder eine männliche. Es ist weder bekannt, in welchem Zahlenverhältnis männliche und weibliche Pflanzen zueinander stehen, noch auch, ob eine und dieselbe Tetrasporenpflanze aus ihren Tetrasporen männliche u n d weibliche Pflanzen hervorbringen kann oder nur das eine Geschlecht.

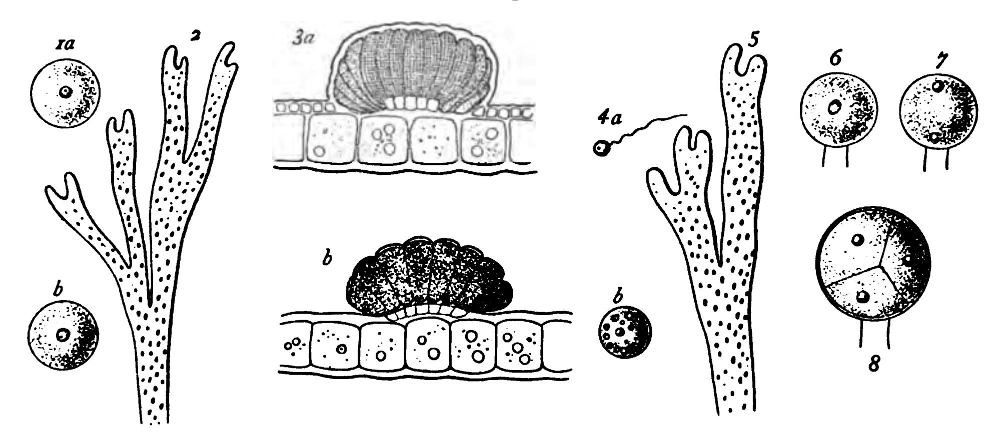


Fig. 7. Generationswechsel von Dictyota, Schema. Tetrasporen (1), Geschlechtspflanze (2), Antheridien (3a) und Oogonien (3b), Spermatozoid (4a) und Ei (4b), Tetrasporenpflanze (5), Tetrasporangien mit 1, 2, 4 Kernen (in 8 nur 3 von den 4 Kernen sichtbar) (6, 7, 8).

Die Zerlegung des Tetrasporangieninhaltes in vier Sporen ist mit Reduktionsteilung verbunden. Die Tetrasporen und die aus ihnen hervorgehenden Geschlechtspflanzen besitzen also in allen Kernen die einfache Chromosomenzahl und repräsentieren den Gametophyten. Beim Sexualakt entsteht der Sporophyt mit der doppelten Chromosomenzahl. Das Tetrasporangium ist der Gonotokont und die Tetrasporen sind die Gonen. Dieser Sachverhalt ist sowohl durch Kultur wie durch cytologische Untersuchung klargestellt. Wir treffen bei *Dictyota* das erste Beispiel eines Generationswechsels, bei dem Gametophyt und Sporophyt in ihren vegetativen Teilen äußerlich vollkommen gleich aussehen.

Fucaceen. Bei den Fucaceen, die ebenfalls oogam sind, liefert die Oospore, entstanden aus der Vereinigung von Spermatozoid (Fig. 8, 2a) und Ei (Fig. 8, 2b), die Fucaceenpflanze (Fig. 8, 3). Diese trägt in nahezu kugeligen, von außen durch je eine kleine Öffnung zugänglichen, eingesenkten Hohlräumen (Konzeptakeln) ihre Fortpflanzungsorgane, und zwar können bei der Gattung *Fucus* entweder die zweierlei Organe in einem Conceptaculum sitzen oder sie können auf zwei Pflanzen verteilt sein. Durch neuere Untersuchungen weiß man, daß in den kleineren Fortpflanzungsorganen (Fig. 8, 4—6a) zunächst die beiden Reduktions- und dann noch etwa vier Äquationsteilungsschritte erfolgen, nach deren Ablauf der Inhalt in 32—64 kleine bewegliche Zellen, Spermatozoiden, zerfallen ist. In den größeren Fortpflanzungsorganen (Fig. 8, 4—6b) beträgt die Zahl

der Teilungsschritte drei; die beiden ersten vollziehen die Reduktion, der dritte ist ein Äquationsteilungsschritt.

Man hat bisher die kleineren der eben geschilderten Fortpflanzungsorgane als Antheridien, die größeren als Oogonien bezeichnet. Diese Benennung ist jedoch, wenn man folgerichtig vorgehen will, nicht haltbar. Die Organe sind den Tetrasporangien von *Dictyota* homolog. Es hat aber, wie bei den heterosporen Farnen, Gymnospermen und Angiospermen, eine Differenzierung in zweierlei Sporangien stattgefunden, die wir auch hier zweckmäßig als Mikro- und Makro- (Mega-) Sporangien bezeichnen können. Vom vergleichenden Standpunkte aus nennen wir ja auch die Samenanlagen der Phanerogamen nicht Oogonien oder Archegonien, obwohl sie Eizellen enthalten, sondern Makrosporangien. Mit demselben Recht, mit dem wir die Vorgänge im Phanerogamenmakrosporangium, die nach der Sporenzellen- oder Sporenkernbildung erfolgen, als Sporenkeimung auffassen, müssen wir das auch bei den Mikrosporangien und Makrosporangien von *Fucus* tun. Bei *Fucus* ist, wie bei den Phanerogamen, die Gametophytgeneration stark verkürzt und vom Sporophyten bis zur Fertigstellung der Spermatozoiden und Eier umschlossen, bei *Pelvetia* sogar noch darüber hinaus. Während von den Zellen des Phanerogamenmakrogametophyten gewöhnlich nur eine den Charakter einer Geschlechtszelle bewahrt, sind bei den Fucaceen im männlichen Gametophyten alle, im weiblichen bei *Fucus* ebenfalls alle, bei *Ascophyllum* dagegen nur vier, bei *Pelvetia* zwei und bei *Himanthalia* eine von acht Zellen generativ.

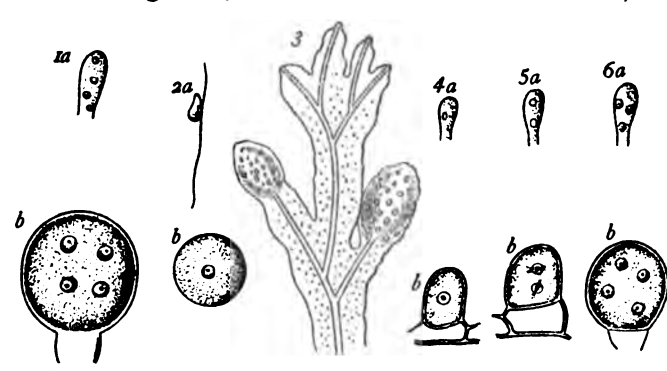


Fig. 8. Generationswechsel von Fucus, Schema. Spermatozoid (2 *a*), Ei (2 *b*), Geschlechtspflanze (3), Mikrosporogenese (4 *a*, 5 *a*, 6 *a*, 1 *a*), Makrosporogenese (4 *b*, 5 *b*, 6 *b*, 1 *b*).

Erkennt man die Richtigkeit dieser Auffassung an, so fallen gewisse Schwierigkeiten, die der Auffassung der Mikro- und Makrosporangien der Fucaceen als Antheridien und Oogonien anhaften, fort. Bei den niederen Phaeophyceen sind die Behälter der Gameten (Gametangien) durch Wände gekammert. Wenn also die fraglichen Fortpflanzungsorgane bei den Fucaceen Gametangien wären, so dürfte man auch in ihnen Wände erwarten. Wände werden aber tatsächlich nicht gebildet, vielmehr gleichen die Teilungsvorgänge durchaus denen in den *Dictyota*-Tetrasporangien. Daß die Sporangien der Fucaceen in den Thallus eingesenkt sind, ist etwas Nebensächliches.

Rotalgen. Bei den Rotalgen (Rhodophyceen, Florideen) scheint durch die neueren Untersuchungen für alle diejenigen Gattungen, welche Tetrasporen besitzen, die Generationswechselfrage gelöst zu sein. Hervorgehoben muß allerdings werden, daß die Beobachtungen sich erst über wenige Formen erstrecken, viel-

leicht über zu wenige, als daß eine so weitgehende Verallgemeinerung gerechtfertigt wäre.

Aus den Tetrasporen (Fig. 9, 1a u. b) entstehen Geschlechtspflanzen (Fig. 9, 2a u. b), die entweder beiderlei Geschlechtsorgane oder nur solche eines Geschlechts tragen können. Die Antheridien (Fig. 9, 2a) entlassen je eine nicht aktiv bewegliche männliche Geschlechtszelle, ein Spermatium. Die weiblichen Sexualorgane bestehen aus einer etwa kugeligen Eizelle, auch carpogene Zelle genannt, der ein langes zylindrisches Empfängnisorgan, die Trichogyne, aufsitzt (Fig. 9, 2b). Der Spermakern wandert nach Kopulation des Spermatiums mit der Trichogyne zum Eikern und verschmilzt mit ihm, worauf die Trichogyne gegen die Eizelle abgeschlossen wird. Aus der befruchteten Eizelle wachsen Fäden, sporogene Fäden, aus, die entweder direkt oder nach Vereinigung mit Nährzellen, Auxiliarzellen, zu Klumpen vereinigte Sporen, Carposporen, liefern (Fig. 9, 3). Die Carposporenhaufen können nackt oder mit Hüllen umgeben sein. Soweit bekannt ist, entstehen aus den Carposporen Tetrasporen tragende Pflanzen (Fig. 9, 4), die aussehen wie die Geschlechtspflanzen. Aus den Tetrasporen gehen wieder Geschlechtspflanzen hervor. Die Frage, ob die Tetrasporen eines Individuums in dem Falle, in dem die Geschlechtspflanzen teils nur männlich, teils nur weiblich sind, nur weibliche oder nur männliche Abkömmlinge liefern, oder ob die Tetrasporen einer und derselben Tetrasporenpflanze imstande sind, beide Geschlechter zu erzeugen, ist bisher erst für *Griffithia* beantwortet: Die Tetrasporen eines Individuums können beiderlei Geschlechtspflanzen liefern, und zwar ließ sich in einem Falle nachweisen, daß von den vier Tetrasporen eines Sporangiums zwei ♂ und zwei ♀ Pflanzen gaben (vgl. das Lebermoos *Sphaerocarpus* S. 492). Möglicherweise gilt diese Regel bei Rotalgen mit Geschlechtstrennung im Gametophyten allgemein.

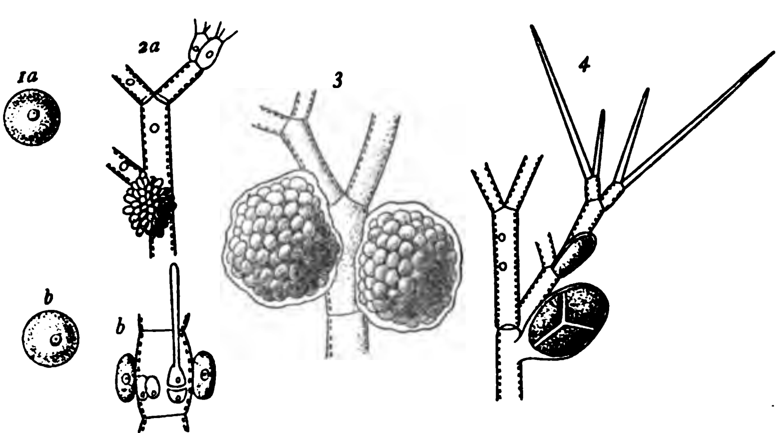


Fig. 9. Generationswechsel von Callithamnion, Schema. Tetrasporen (1), ♂ Pflanze (2 a), ♀ Pflanze (2 b), Carposporen tragende Pflanze (3), Tetrasporenpflanze (4).

Bei denjenigen Florideen, die Tetrasporen nicht besitzen, kann von einem Generationswechsel, wie er eben geschildert wurde, natürlich nicht die Rede sein. Es ist anzunehmen, daß auch bei diesen Formen ein Generationswechsel vorhanden ist, aber wo die Reduktionsteilung vor sich geht, kann vorläufig, trotzdem Untersuchungen vorliegen, nicht als erwiesen gelten. Solange die Reduk-

tionsfrage nicht beantwortet ist, läßt sich auch über das Verhältnis der Florideen mit zu denen ohne Tetrasporen nichts Sicheres aussagen.

Generationswechsel der Pilze.

E. Pilze. Um die Fortpflanzungsverhältnisse der Pilze richtig beurteilen zu können, ist es notwendig, sich gegenwärtig zu halten, daß sie von algenartigen Wasserorganismen abstammen. Die ursprünglichsten Fortpflanzungsverhältnisse hat man daher bei den Wasserpilzen zu erwarten. Sie sind uns erhalten bei einer kleinen, wenig bekannten, aber trotzdem weit verbreiteten Pilzfamilie, nämlich der der Monoblepharideen. Allerdings sind die Monoblepharideen nicht mehr, wie die einfachsten Algen (*Ulothrix* und ähnliche), mit gleichgestalteten männlichen und weiblichen Gameten ausgestattet, sondern besitzen bereits Eibefruchtung. Diese Oogamie hat sich aber zweifellos aus der Isogamie entwickelt. *Monoblepharis* hat bewegliche, eingeißelige männliche Gameten, die zu mehreren in einem Antheridium (Fig. 10, 1) entstehen. Die weiblichen Sexualorgane, Oogonien, führen nur noch ein Ei (Fig. 10, 2). Da Antheridien und Oogonien ohne Zweifel homolog sind, so darf man annehmen, daß diese ursprünglich mehrere weibliche Sexualzellen enthielten, die mit Cilien beweglich waren, sich aber später unter Verkleinerung ihrer Zahl vergrößerten und den Bewegungsapparat nicht mehr ausbildeten. Männliche und weibliche Gameten vereinigen sich im Oogon zu einer Oospore (Fig. 10, 3), die meist außerhalb des Oogons reift und nach einer Ruhepause zu einem Pilzfaden (Hyphe) auskeimt, der wieder Sexualorgane tragen kann.

Monoblepharis.

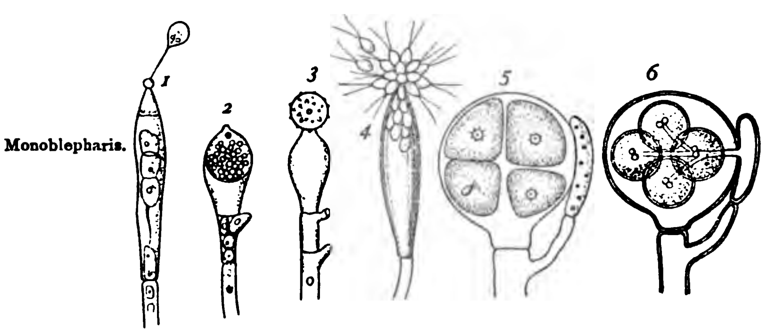


Fig. 10. Monoblepharis-Entwicklung, Schema. Zoosporangium (1), reifes Antheridium und Oogonium (2), reife Oospore vor der Oogonmündung, Antheridium leer (3).
Saprolegnia-Entwicklung, Schema. Zoosporangium (4), reifes Antheridium und Oogoninm (5), Oosporen im Oogon (6).

Saprolegniaceen.

Bei *Saprolegnia* finden wir im reifen Oogon noch mehrere Eier (Fig. 10, 5), während im Antheridium männliche Gameten (Spermatozoiden) nicht mehr gebildet werden (Fig. 10, 5). Der Antheridieninhalt bleibt unzerlegt. Sowohl der Vergleich der *Saprolegnia*-Antheridien mit den Antheridien von *Monoblepharis* wie der mit den Oogonien von *Saprolegnia*, die beide den *Saprolegnia*-Antheridien homolog sind, führt zu dem Schluß, daß ihr Inhalt ursprünglich in so viel männliche Geschlechtszellen zerfiel, wie Kerne vorhanden waren, denn die Gameten sind durchweg einkernig. Da bei *Saprolegnia* bewegliche männliche Gameten nicht mehr entstehen, so wird eine Befruchtung der Art, wie sie noch bei *Monoblepharis* zu beobachten ist, unmöglich. Bei *Saprolegnia* und anderen Gattungen der Familie der Saprolegniaceen treibt das Antheridium einen Schlauch in das Oogon hinein, der sich verzweigt und jedem Ei einen Kern zuführt (Fig. 10, 6). Ob mit dem Kern Cytoplasma übergeht, ist nicht sicher. Die

Oosporen reifen im Oogon und keimen ähnlich wie bei *Monoblepharis*. Die Zahl der Eier im Oogon kann bei manchen Saprolegniaceen bis auf eines sinken. Daß in diesem Falle Reduktion vorliegt, zeigt die anfangs große Zahl der Kerne.

Perono-sporaceen.

Auch die Peronosporaceen besitzen im Oogon durchweg nur ein Ei. Auch bei ihnen ist ohne Zweifel der eineiige Zustand durch Reduktion erworben.

Mucoraceen.

Die Mucorineen sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Bildung der Sexualzellen in den beiderlei Sexualorganen (Gametangien) ausbleibt. Nach neueren Untersuchungen gehen die Kerne jedes Gametangiums bis auf e i n e n ein, so daß die junge Zygote zweikernig ist.

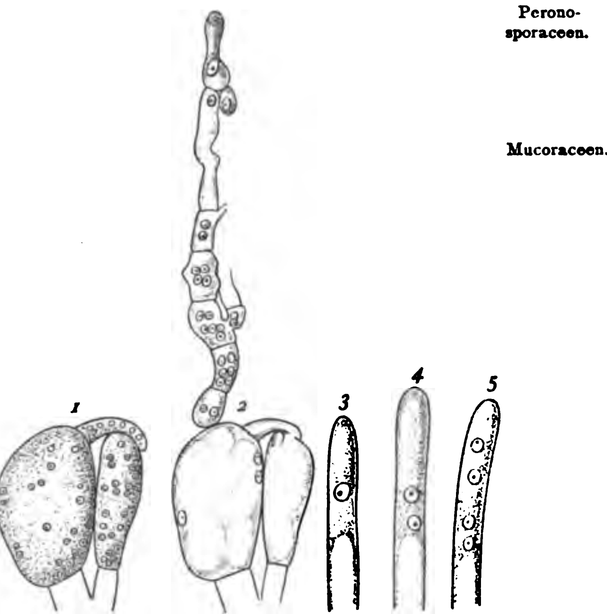


Fig 11. Pyronema-Entwicklung, Schema. Ascogon mit Trichogyne (links) und Antheridium (rechts) (*1*), ascogene Hyphen aus dem Ascogon kommend mit Kernpaaren; oben einkerniger Ascus (*2*), 1-, 2-, 4-kerniger Ascus (*3, 4, 5*).

Die Geschlechtskerne der *Monoblepharidaceae*, *Saprolegniaceae*, *Peronosporaceae* und *Mucoraceae* zeigen in ihrem Verhalten den gemeinsamen Zug, daß sie längere Zeit unverschmolzen nebeneinander liegen bleiben. In manchen Algenzygoten kommt Ähnliches vor. Ganz allgemein verbreitet ist diese Erscheinung bei den höheren Pilzen. Beginnen wir mit den Schlauchpilzen, Ascomyceten.

Ascomyceten.

Bei den Ascomyceten werden wie bei den *Mucoraceae* in den männlichen u n d weiblichen Sexualorganen, den Antheridien und Ascogonen (Fig. 11, 1), S e x u a l z e l l e n nicht mehr gebildet. Beim Sexualakt tritt also nicht mehr ein ♂ K e r n in eine weibliche Z e l l e ein, wie bei *Saprolegnia*, sondern es legen sich j e z w e i K e r n e v e r s c h i e d e n e n G e s c h l e c h t s aneinander. Abweichend von denen der Saprolegniaceen verschmelzen sie nicht an dem Ort, an dem sie zusammenkommen, sondern wandern in Fäden, sog. ascogene Hyphen, ein (Fig. 11, 2), die aus dem Ascogon aussprossen, und können sich in ihnen sogar teilen. Die Teilung erfolgt so, daß stets die Kerne eines Paares sie gleichzeitig ausführen und die Kernteilungsspindeln parallel liegen (konjugierte Teilung). Die Tochterkerne treten wieder zu Paaren zusammen, von denen jedes aus einem Deszendenten eines männlichen und eines weiblichen Kerns besteht. Erst im jungen Schlauch verschmelzen die Abkömmlinge der Geschlechtskerne zu einem Zygotenkern (Fig. 11, 2), der bald die heterotypische und die homoeotypische Teilung durchmacht (Fig. 11, 3—5). Bei den meisten Ascomyceten entstehen aus den vier Kernen des Schlauches durch eine dritte Teilung acht und jeder von ihnen wird zum Sporenkern. Die Sporen können sich bei vielen Ascomyceten in mannigfachster Weise weiter teilen.

Reduktion bei den erwähnten Pilzen. Höchstwahrscheinlich ist auch bei den *Monoblepharidaceae*, *Saprolegniaceae* und *Peronosporaceae* die erste auf die Verschmelzung der Sexualkerne folgende Teilung eine heterotypische. Ist das der Fall, dann besteht bei diesen Familien der Sporophyt aus einer einzigen Zelle, der Oospore selbst, während er bei den Ascomyceten erheblich verlängert ist und die ascogenen Hyphen bis zum Schlauch umfaßt. Während also die Pflanzen von den Moosen aufwärts, wie oben dargelegt wurde, in jedem Kern des Sporophyten die doppelte Chromosomenzahl besitzen, sind im Sporophyten der Ascomyceten Kernpaare vorhanden, von denen jeder die einfache Zahl enthält. Nur der Zygotenkern im jungen Ascus ist mit der doppelten Chromosomenzahl ausgestattet. Im Prinzip stimmen also Ascomyceten und Farne in der Chromosomenzahl ihres Sporophyten durchaus überein; die doppelte Chromosomenzahl ist im einen wie im anderen Fall vorhanden. Mangelhaft bekannt ist die Fortpflanzung der Ascomyceten, welche Spermogonien mit Spermatien und Carpogone mit Trichogynen ähnlich denen der Florideen besitzen. Es ist wahrscheinlich, daß diese Organe der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen, aber ein sicherer Nachweis fehlt bisher. Ascomyceten der eben beschriebenen Art sind bei den Flechten weit verbreitet, kommen aber auch sonst vor. Durch Sporophyten mit Kernpaaren scheinen auch die übrigen großen Pilzklassen ausgezeichnet zu sein. Leider läßt sich eine abschließende Darstellung noch nicht geben, da weder bei den Uredineen, noch bei den Ustilagineen und Basidiomyceten der Entwicklungsgang auch nur einer Art hinreichend genau bekannt ist.

Uredineen. Bei den parasitisch lebenden Uredineen geht, wenn wir etwa eine der kompliziertesten Formen unseren Betrachtungen zugrunde legen, aus einer Sporidie ein Mycel mit einkernigen Zellen hervor. An ihm entstehen Spermogonien mit Spermatien, deren Bedeutung vorläufig zweifelhaft ist, und Aecidien mit Aecidiosporen, die in Ketten zusammensitzen. Jede Kette entsteht aus einer zweikernigen, durch Kopulation zweier einkernigen Zellen, Geschlechtszellen, entstandenen Mutterzelle durch wiederholte Teilung. Dabei erhält jede Aecidiospore zwei Kerne. Die Aecidiosporen lösen sich schließlich los und gelangen auf eine Wirtspflanze derselben oder einer anderen Pflanzenart. Das von ihnen erzeugte Mycel hat zweikernige Zellen und dieser Zustand erhält sich, bis im Laufe der Entwicklung der Teleutosporen in jeder derselben die beiden Kerne zu einem Zygotenkern verschmelzen. Während die Teleutospore mit einem kurzen Faden keimt, führt der Zygotenkern die heterotypische und gleich darauf die homoeotypische Teilung aus. Von den vier Kernen erhält jede der vier sich bildenden Zellen des Keimfadens einen, der im einfachsten Falle direkt in die Sporidie eintritt. Sie ist also einkernig.

Mit der Bildung der Mutterzellen der Aecidiosporen beginnt der durch Kernpaare ausgezeichnete Sporophyt. Die einkernige Teleutospore ist das Homologon des einkernigen Ascus und die beiden Kernteilungen im Keimfaden entsprechen den beiden ersten im Ascus. Unbeantwortet bleibt die Frage, wie man sich die Sexualorgane der Uredineen phylogenetisch entstanden zu denken hat. Diese Frage hängt eng mit der nach der Natur der Spermogonien und Sper-

matien zusammen, die auch bisher unerledigt geblieben ist. Daß die Spermogonien diesen Namen, der andeuten soll, daß sie männliche Sexualorgane — wenn auch vielleicht nicht mehr funktionierende — sind, wirklich verdienen, ist vorläufig noch unbewiesen.

Auch bei den Uredineen mit abgekürztem Entwicklungsgang läßt sich, soweit diese Formen bisher untersucht sind, stets eine Gametophytgeneration von einer Sporophytgeneration unterscheiden. Generationswechsel ist also überall vorhanden.

Ustilagineen.

Von den Brandpilzen (Ustilagineen) ist bisher noch keine einzige Gattung cytologisch so genau untersucht, daß man über die Generationswechselfrage Auskunft geben könnte. Soviel ist indessen sicher, daß bei einigen Gattungen — ob bei allen, bleibt festzustellen — die jungen Brandsporen zwei Kerne besitzen und daß die älteren durch Verschmelzung dieser beiden Kerne einkernig werden. Da die Keimung der Brandsporen mit der der Teleutosporen bedeutende Übereinstimmung zeigt, so liegt die Mutmaßung nahe, die Brandsporen könnten den Teleutosporen homolog sein und die Keimschläuche der beiderlei Sporen einander ebenfalls. Bei den Ustilagineen hätten wir danach im Keimschlauch die Reduktionsteilung zu erwarten. Wo der Sexualakt liegt, wissen wir nicht. Wir können aber daraus, daß die Sporidien, wie bei den Uredineen, einkernig, die Mutterzellen der Brandsporen dagegen zweikernig sind, mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß etwas wie ein Sexualakt vorhanden sein muß, denn wodurch sollte sonst der zweikernige Zustand aus dem einkernigen entstehen? Ebenso mangelhaft, wie bei den Brandpilzen, sind wir über die Fortpflanzung bei den höheren Basidiomyceten unterrichtet, zu deren bekanntesten Vertretern die Hutpilze gehören. Die Sporen dieser Pilze sind wenigstens in der Jugend einkernig. In den Fruchtkörpern treten Zellen mit Kernpaaren auf und in gewissen von ihnen, den Basidien, verschmelzen die Kerne zu einem Zygotenkern. Jeder Zygotenkern macht die heterotypische Teilung durch und jeder seiner beiden Tochterkerne die homoeotypische. Von den vier entstandenen Kernen erhält jede der vier sich aus der Basidie bildenden Sporen einen. Wo der Sexualakt liegt, ist unbekannt, aber soviel ist klar: Die Basidie ist das Homologon der Teleuto- und der Brandspore und die vier Basidiosporen entsprechen den vier Sporidien.

Basidiomyceten

Wenn also auch unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der Uredineen, Ustilagineen und der höheren Basidiomyceten noch sehr lückenhaft sind, so läßt sich doch das Bekannte ohne Zwang in das Generationswechselschema einordnen und wir dürfen hoffen, daß es auch mit den künftigen Entdeckungen in der Mycologie so sein wird.

Generationswechsel der Myxomyceten

F. Myxomyceten. In neuerer Zeit ist es gelungen, auch den Generationswechsel der Myxomyceten (Schleimpilze) klar zu legen. Nach den letzten Befunden an *Physarum didermoides* entstehen aus den Sporen Schwärmer, aus denen nach den ersten Teilungen Amöben werden. Die Amöben können sich mehrfach weiter teilen. Die Tochteramöben kopulieren zu zweien und bilden dadurch junge einkernige Plasmodien, die unter Nahrungsaufnahme wachsen

und zu zwei-, vier- und endlich vielkernigen Plasmodien werden. Plasmodien verschiedener Größe können sich zu einem vereinigen. Die Zählung der Chromosomen zeigt, daß die Kerne der Sporen und der aus ihnen ausschlüpfenden Schwärmer halb so viele besitzen wie die der Plasmodien. Die Reduktion findet vor der Sporenbildung in den Fruchtkörpern statt. Der Gametophyt ist also bei den Myxomyceten sehr kurz, der Sporophyt umfaßt das ganze Plasmodium und die aus ihm entstehenden Fruchtkörper. Die Myxomyceten gleichen in dieser Beziehung den Diatomeen, Fucaceen und den höheren Pflanzen (von den heterosporen Farnen aufwärts), bei denen auch der Gametophyt dem Sporophyten gegenüber an Größe stark zurücktritt.

Für den Generationswechsel sind zwei Vorgänge von besonderer Bedeutung:

a) der Sexualakt und
b) die Reduktionsteilung.

Beide verdienen eine kurze zusammenfassende Besprechung.

Der Sexualakt.

a) Der Sexualakt. Bei der primitivsten Form des Sexualaktes, die ausschließlich bei Wasserpflanzen vorkommt, sind die Geschlechtszellen (Gameten) mit Cilien beweglich (Planogameten) und gleichgroß (Isogameten) und verschmelzen außerhalb ihrer Bildungsstätte (Gametangium) zur Zygote. Den Vorgang bezeichnet man als Isogamie (Beispiel: *Ulothrix*, *Chaetophora*). Bei einigen Algenfamilien, z. B. den Zygnemaceen, kommen nichtschwärmende Gameten (Aplanogameten) von gleicher Größe vor. Ob sie sich phylogenetisch von Planogameten herleiten, wissen wir nicht.

Allmählich sehen wir bei den Algen Arbeitsteilung zwischen den Sexualzellen Platz greifen, die mit einer Differenzierung Hand in Hand geht: Bei *Ectocarpus siliculosus* sind je zwei verschmelzende Gameten morphologisch gleich, aber vor der Verschmelzung setzt sich der eine fest. Bei *Ectocarpus secundus* tritt zum verschiedenen physiologischen Verhalten ein geringer Größenunterschied. Die Pflanze wird anisogam. Die größere Geschlechtszelle — wir bezeichnen sie als die weibliche — nimmt die kleinere — die männliche — beim Sexualakt gleichsam auf. In allen geschilderten Fällen werden die Cilien erst während oder nach der Verschmelzung abgeworfen. Anders verhält sich *Aphanochaete repens*. Bei dieser Alge haben beiderlei Gameten, die kleineren sowohl wie die großen, bei ihrer Entstehung Cilien. Der weibliche Gamet wirft sie aber vor der Verschmelzung ab und geht aus der für die Isogameten charakteristischen zugespitzten Form in die Kugelform über. Die der ungefärbten Spitze des Gameten entsprechende Stelle bleibt auch an der kugeligen Geschlechtszelle hell. Man bezeichnet sie, weil an ihr die kleine — männliche — Geschlechtszelle eindringt, als Empfängnisfleck. Die Gameten sind damit in kleine bewegliche — männliche — und große unbewegliche aufnehmende — weibliche — differenziert. Die ersteren werden Spermatozoiden, die letzteren Eier genannt und ihre Verschmelzung bezeichnet man als Oogamie (Befruchtung). Die Behälter der Spermatozoiden heißen Antheridien, die der Eier Oogonien. Bei *Fucus* und

anderen Algen und einigen Pilzen entstehen die Eier cilienlos. Bei den *Saprolegniaceen* zeigt die Ontogenie deutlich, daß die Vorfahren an den beiderlei Geschlechtszellen Cilien besessen haben müssen. Für die übrigen Fälle haben wir ontogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Beweise bisher nicht, aber aus vergleichenden Gründen ist die Notwendigkeit, die Oogamie phylogenetisch von der Isogamie abzuleiten, unbestreitbar.

Bei *Fucus* findet noch die Verschmelzung der Sexualzellen zur Oospore frei im Wasser statt. Indessen schon bei den Algen gibt es zahlreiche Fälle, in denen die Eizelle das Oogonium nicht mehr verläßt. Genannt sei die Gattung *Coleochaete*, bei der das Oogonium zur Aufnahme des Spermatozoids einen besonderen Kopulationsfortsatz bildet, der sich an der Spitze öffnet. Die Oospore findet Schutz durch die Oogonwand und eine besondere Hülle, die von benachbarten Zweigen gebildet wird.

Eine erwähnenswerte Zwischenstufe zwischen dem Verhalten von *Fucus* und *Coleochaete* zeigt die Pilzgattung *Monoblepharis*. Die Vereinigung von Spermatozoid und Ei findet zwar im Oogon statt, aber die Oospore verläßt meistens sofort ihre Bildungsstätte und reift vor der Oogonöffnung.

Oogamie mit Spermatozoid- und Eiverschmelzung und Weiterentwicklung der Oospore im weiblichen Sexualorgan ist bei den höheren Pflanzen weit verbreitet. Die Moose, Farne (homospore und heterospore), Cycadeen und Ginkgoaceen zeigen sie. Die Sexualorgane, die hier Antheridien und Archegonien genannt werden, haben das miteinander gemeinsam, daß sie eine der Anlage nach einschichtige Wand aus sterilen Zellen besitzen. Ihre Vorfahren, so dürfen wir annehmen, werden als Wasserorganismen Sexualorgane aus lauter fertilen, d. h. Gameten liefernden Zellen gehabt haben, etwa wie sie sich heute bei den Ectocarpeen unter den Braunalgen noch finden (pluriloculäre Gametangien). Das Sterilwerden der äußeren Zellen stellt eine Anpassung der Sexualorgane an das Luftleben dar. Die äußeren Zellen erwarben Schutzfunktion, während die inneren den Charakter von Fortpflanzungszellen beibehielten. Bei den Antheridien ist es im wesentlichen noch so, während bei den Archegonien schließlich alle Zellen außer einer, der Eizelle, als Fortpflanzungszellen ausgeschaltet wurden. Bei den Archegonien ist die Arbeitsteilung viel weiter fortgeschritten. Erwähnt sei nur noch, daß der Archegonhals der Moose und Farne das Analogon zum Kopulationsfortsatz von *Coleochaete* bildet.

Bei den Florideen gleicht die Eizelle (Carpogonium) mit ihrem Kopulationsorgan (Trichogyne) in der Form einigermaßen der von *Coleochaete*. Die männlichen Geschlechtszellen, Spermatien genannt, besitzen aber keine Cilien mehr und werden passiv vom Wasser zu den Trichogynen geführt.

Die Saprolegniaceen bilden in ihrem weiblichen Sexualorgan kugelige Eier, im männlichen bleibt die Zerlegung des Inhaltes in Spermatozoiden, die man vom Standpunkte der vergleichenden Entwicklungsgeschichte erwarten sollte, aus. Das gleiche Verhalten zeigen die Sexualorgane der Zygomyceten und der Ascomyceten. Die Gametenzellenbildung wird bei ihnen in beiden Geschlechtern unterdrückt. Statt ihrer gelangen Gametenkerne zur Vereinigung.

Bei den Zygomyceten legen sich die Gametangien unmittelbar aneinander und verschmelzen, während bei manchen Ascomyceten die Sexualorgane durch besondere Kopulationsschläuche in Verbindung treten, die aus dem weiblichen Sexualorgan (Ascogonium) entstehen und von den männlichen Kernen auf ihrem Wege zu den weiblichen durchwandert werden.

Die Saprolegniaceen bilden ihre oft verzweigten Kopulationsschläuche aus den Antheridien. Jedes Ei wird mit einem männlichen Kern versorgt. Beförderung der männlichen Kerne oder Zellen durch Schläuche als Ersatz für die fehlende Beweglichkeit durch Cilien findet sich auch bei den Coniferen und Angiospermen. Ihre sog. „Pollenschläuche" gehören dem männlichen Gametophyten an.

Die Reduktionsteilung.

b) Die Reduktionsteilung. In die Phylogenie der Reduktionsteilung haben wir bisher keine so gute Einsicht wie in die der Sexualität, besonders deswegen nicht, weil unsere Kenntnisse bei den Algen noch viel zu wünschen übrig lassen. Die herrschende Ansicht ist wohl gegenwärtig die, daß die Reduktion durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen des Gonotokonten (die heterotypische und die homoeotypische) bewirkt wird. Allerdings verdient die Frage eine erneute Prüfung, ob wirklich zwei Teilungen notwendig sind. Vielfach gehen aus der Reduktion Tetraden aus vier Zellen (Gonenzellen) hervor. Ein mutmaßlich ursprüngliches Verhalten zeigen die Oedogoniaceen, bei denen die Oospore bei der Keimung vier mit Cilienkranz versehene Zellen (Carpozoosporen) liefert. Schon bei den Algen gibt es einige Fälle (*Mesotaenium*, *Ulothrix*), in denen die vier Zellen der Tetrade nicht mehr aktiv beweglich sind, während dies bei den Moosen und Farnen die Regel ist. Die Zellen der Tetrade können kugeltetraedrisch, kreuzweise oder in einer Längsreihe gelagert sein. Absolute Konstanz herrscht in dieser Beziehung nicht, wohl aber waltet in einem bestimmten Fall eine Art der Anordnung vor. Interessant ist der Fall des heterosporen Farnes *Isoëtes*, bei dem die Mikrosporen kreuzweise, die Makrosporen kugeltetraedrisch angeordnet sind. Bei den homosporen Farnen pflegen alle Zellen der Tetrade gleich ausgebildet zu werden, während bei manchen heterosporen Farnen von den Makrosporentetraden regelmäßig drei Zellen fehlschlagen (*Marsilia*, *Salvinia*). Dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei der überwiegenden Zahl der Gymnospermen und Angiospermen. Gewöhnlich werden die drei oberen der reihenweise angeordneten Makrosporen reduziert, während die Mikrosporentetraden normal ausgebildet sind.

In neuerer Zeit werden immer mehr Fälle bekannt, in denen mit der Reduktionsteilung des Kerns — entweder mit einem oder mit beiden Kernteilungsschritten — Zellteilung nicht verbunden ist. Bei *Closterium* ist die erste Teilung des Kernes von Zellteilung begleitet, aber die zweite nicht. Bei *Spirogyra* findet überhaupt keine Zellteilung statt und von den vier Kernen der Tetrade (Gonenkerne) gehen drei zugrunde, so daß eine Gonenzelle übrig bleibt. Es wird auf diesem Wege also dasselbe erreicht, wie wenn von einer Makrosporentetrade drei Zellen fehlschlagen. Auch bei den Ascomyceten und in einigen Embryosäcken der Phanerogamen erfolgt bei der Reduktionsteilung des Kerns keine

Zellteilung, während in letzterem Falle die Mikrosporentetraden ganz regelrecht aus vier Zellen bestehen. An der Homologie der Reduktionsteilungsschritte der Mikro- und der Makrosporogenese ist auch in diesem extremen Falle nicht zu zweifeln.

II. Entstehung von Sporophyten aus Gametophyten ohne Sexualakt und von Gametophyten aus Sporophyten unter Fortfall der Sporenbildung (Reduktion).

Außer auf geschlechtlichem Wege können aus Gametophyten Sporophyten entstehen durch zwei Fortpflanzungsweisen, die man als Apogamie und Parthenogenesis bezeichnet. In beiden Fällen werden sexuelle Vorgänge ausgeschaltet.

Apogamie ist die Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen eines Gametophyten ohne Sexualakt. Man kann unterscheiden zwischen **Apogamie.**

a) somatischer Apogamie, wenn die Zellen, aus denen der Sporophyt entsteht, die doppelte Chromosomenzahl, und

b) generativer Apogamie, wenn sie die einfache Chromosomenzahl in ihren Kernen besitzen.

Beispiele für somatische Apogamie liefern die Farne (*Athyrium filix femina* var. *clarissima*) und die Phanerogamen (*Alchemilla*, Balanophoraceen), für generative Apogamie ebenfalls die Farne (*Lastrea pseudomas* var. *cristata apospora* und *Nephrodium molle*).

Als Parthenogenesis wird die Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei ohne Sexualakt bezeichnet, und zwar heißt sie **Parthenogenesis.**

a) somatische Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der doppelten,

b) generative Parthenogenesis, wenn es einen mit der einfachen Chromosomenzahl besitzt.

Für somatische Parthenogenesis kennen wir mehrere Beispiele unter den homosporen Farnen, ferner sind zu erwähnen *Marsilia Drummondii*, *Antennaria alpina*, *Thalictrum purpurascens*, *Taraxacum-* und *Hieracium-*Arten und einige andere Angiospermen. Dagegen ist generative Parthenogenesis nur bei den Algen mit einiger Sicherheit bekannt.

Mit den Erscheinungen der Apogamie und Parthenogenesis ist vielfach die Erscheinung der Aposporie verknüpft. Man versteht darunter die **Aposporie** Entwicklung eines Gametophyten aus einem Sporophyten unter Wegfall der Sporenbildung und damit der Reduktionsteilung. Entdeckt wurde sie zuerst bei einem Farn, einer Varietät von *Athyrium filix femina*. Später wurden mehr Fälle bekannt, unter anderen auch einer bei einer Angiospermengattung, bei *Hieracium*. Tritt bei einem Sporophyten mit der normalen Chromosomenzahl Aposporie ein, so entstehen Prothallien, die doppelt so viele Chromosomen in ihren Kernen führen, als der Spezies in ihrem Gametophyten normalerweise zukommen. Beide Generationen haben also abweichend von der Regel in diesem Falle die gleiche, und zwar die sporophytische Chromosomenzahl. In den bisher bekannten Fällen generativer Apogamie und Parthenogenesis

haben beide Generationen ebenfalls die gleiche, aber die gametophytische Chromosomenzahl. Das Zahlengesetz der Chromosomen beim normalen Generationswechsel braucht also in den Fällen der Apogamie und Parthenogenesis nicht zu bestehen, und zwar, wie die Erfahrung zeigt, dann nicht, wenn sich mit diesen Erscheinungen Aposporie kombiniert.

Experimentelle Aposporie bei Laubmoosen. Ein besonderes Interesse besitzt ein Fall von Aposporie, der bei den Moosen zu beobachten ist. Zwar handelt es sich nicht um natürlich auftretende Aposporie, aber es läßt sich auf künstlichem Wege bei verschiedenen Laubmoosen durch Feuchtlegen junger zerschnittener Sporophyten diese Erscheinung herbeiführen (vgl. Artikel Baur S. 384).

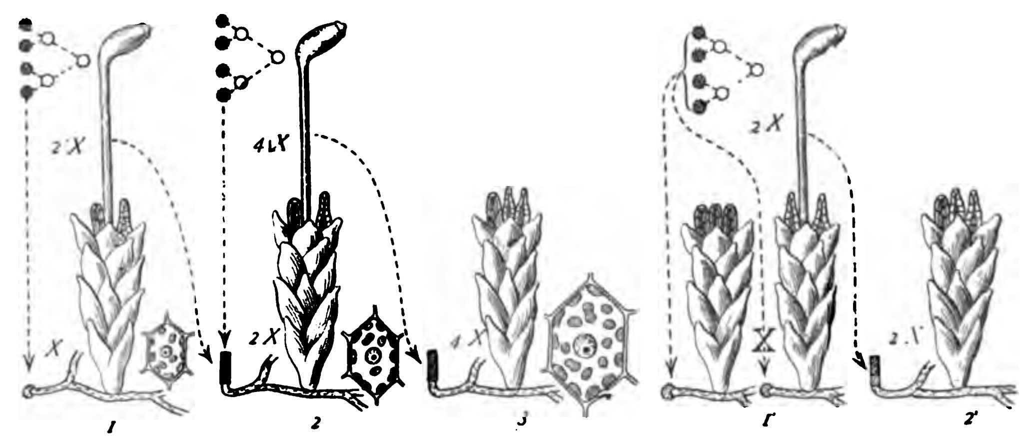


Fig. 12. Schematische Darstellung der Ergebnisse der Marchalschen Versuche. Linke Reihe: Versuche mit zwitterigen Moosen; rechte Reihe: Versuche mit eingeschlechtigen Moosen.

Sporophyten von zwitterigen Moosen *(Amblystegium serpens)* (Fig. 12, 1) liefern apospor Protonemata mit Moospflanzen, deren jede beiderlei Sexualorgane trägt (Fig. 12, 2). Alle Kerne in den Zellen der Gametophytgeneration der neu entstandenen Pflanzen enthalten die sporophytische Chromosomenzahl. Die Sporophyten an den künstlich erzielten Moospflanzen mit doppelter Chromosomenzahl führen die vierfache Chromosomenzahl. Sie bilden auch Sporen, die aber, da nur eine Reduktion der Chromosomen stattfindet, die doppelte Chromosomenzahl besitzen. Durch Aussaat dieser Sporen läßt sich die Moospflanze mit doppelter Chromosomenzahl im Gametophyten dauernd erhalten, während durch Zerschneidung ihres Sporophyten mit vierfacher Chromosomenzahl Protonemata und Moospflanzen mit vierfacher Chromosomenzahl herzustellen sind, deren Sexualorgane aber, wie es scheint, kein normales Verhalten mehr zeigen.

Aus Sporophyten von Moosen mit männlichen und weiblichen Individuen (*Ceratodon, Bryum argenteum*) (Fig. 12, 1') hat man in einzelnen Fällen ebenfalls Protonemata und Moospflanzen ziehen können. Sie sind mit doppelter Chromosomenzahl ausgestattet und merkwürdigerweise Zwitter. Ihre Sexualorgane scheinen nicht zu funktionieren.

In übersichtlicher Weise lassen sich die eben beschriebenen Erscheinungen wie in nebenstehender Fig. 12 geschehen darstellen.

III. Ungeschlechtliche Fortpflanzung des Gametophyten und Sporophyten.

In der Einleitung wurde bereits erwähnt, daß die beiden Generationen der homosporen Farne sich ungeschlechtlich fortpflanzen können in der Weise, daß vegetative Zellen oder Zellgruppen des Gametophyten wieder zu Gametophyten und solche des Sporophyten wieder zu Sporophyten auswachsen. Diese Erscheinung ist, wenn auch bei den verschiedenen Pflanzenklassen in sehr verschiedener Form, weit verbreitet. In der Regel besitzt aber nur eine der Generationen diese Fortpflanzungsmöglichkeit, und zwar gewöhnlich die größere von beiden.

Algen.

Bei den grünen Algen schlüpfen in der Mehrzahl der Fälle aus Gametophytzellen zur Verbreitung im Wasser bestimmte Schwärmsporen (Zoosporen) von verschiedener Form aus. Ebenso ist es bei den Ectocarpaceen und anderen braunen Algen, während der stark reduzierte Gametophyt von *Fucus* eine ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht besitzt. Bei *Fucus* kann nur der Sporophyt, und zwar im allgemeinen nur nach Verletzung, sich ungeschlechtlich fortpflanzen (Regeneration).

Pilze.

Die Wasserpilze, z. B. *Monoblepharis* und *Saprolegnia*, ähneln in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Fig. 10, 1 u. 4) ihres Gametophyten den Algen, dagegen sind die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen der Landpilze durchweg an Luftverbreitung angepaßt, also cilienlos. Sie werden entweder in Behältern, Sporangien, gebildet (Sporangiosporen) oder von Fäden abgeschnürt (Conidien) oder entstehen als inhaltreiche, dickwandige Zellen im Verlauf von Hyphen (Chlamydosporen). Ungeschlechtliche Fortpflanzung des Sporophyten der Pilze ist selten. Bei den Phycomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten ist kein Fall sicher bekannt, dagegen besitzen die Uredineen in ihren Uredosporen ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen des Sporophyten von großer Bedeutung.

Moose.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung des Gametophyten ist bei den Moosen weitverbreitet, und zwar können bei den Laubmoosen sowohl Teile des Protonema wie des Moosstämmchens beteiligt sein. Bemerkenswert ist, daß Brutorgane zwitteriger Moosgametophyten wieder zwitterige und solche eingeschlechtiger wieder eingeschlechtige Gametophyten liefern. So z. B. entstehen aus den Brutknospen der Brutbecher einer männlichen *Marchantia*-Pflanze lauter männliche Individuen, aus denen einer weiblichen lauter weibliche. Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung des Sporophyten durch Brutkörper kommt bei den Moosen in der Natur nicht vor.

Heterospore Farne, Phanerogamen.

Bei den Pflanzen von den heterosporen Farnen aufwärts fehlt den Gametophyten ungeschlechtliche Fortpflanzung ganz. Nur die Sporophyten besitzen sie. Die Organe der Fortpflanzung sind als Ausläufer, Sproß- und Wurzelknollen, Bulbillen, Zwiebeln usw. allgemein bekannt, so daß eine nähere Besprechung überflüssig erscheint.

Literatur.

Leser, die tiefer in die behandelten Fragen eindringen wollen, finden fast die gesamte Literatur in den folgenden Werken aufgeführt.

BARY, A. DE, 1884: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig.

BOWER, F. O., 1908: The origin of a Land Flora. London.

CAMPBELL, D. H., 1905: The structure and development of Mosses and Ferns (Archegoniatae). 2. Auflage. New York.

COULTER, J. M., and CHAMBERLAIN, C. J., 1910: Morphology of Gymnosperms. Chicago.

—, 1903: Morphology of Angiosperms. New York.

FITTING, H., JOST, L., SCHENCK, H., und KARSTEN, G., 1913: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena.

GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen. Jena. Band I 1914, Band II 1898—1900.

HOFMEISTER, W., 1851: Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig.

OLTMANNS, F.: Morphologie und Biologie der Algen. Jena. Band I 1904, Band II 1905.

SCOTT, D. H.: Studies in Fossil Botany. Sec. Edition. Volume I Pteridophyta. London 1908. Volume II Spermophyta. London 1909.

PERIODIZITÄT IM LEBEN DER PFLANZE.

Von

W. Johannsen.

Während der Ontogenese, d. h. in der persönlichen Entwicklung einer Pflanze (bzw. eines Tieres), zeigt sich eine Periodizität, die als reiner Ausdruck der Organisation angesehen werden kann, insofern sie völlig unabhängig von periodischen Änderungen der Außenwelt ist. Ein Bakterium, etwa in einer stetig strömenden, konstant beschaffenen Nährflüssigkeit gehalten, wird sich vergrößern und darauf in zwei Tochterindividuen teilen; diese vergrößern sich ihrerseits und teilen sich später — und so geht ein Rhythmus der Entwicklung unter konstanter Lebenslage einher. Eine derartige Periodizität wird als autogen bezeichnet, indem sie sozusagen zum „Organisationsplan" des betreffenden Lebewesens gehört, d. h. sie ist nicht von außen induziert.

Autogene Periodizität.

Keine Lebensäußerung ist aber von der Lebenslage absolut unabhängig. So auch die autogene Periodizität nicht. Die Lebenslage kann so ungünstig sein, daß Wachstum des Bakteriums nicht erfolgt — und damit ist auch die Periodizität eo ipso sistiert. Und würde man die Nährflüssigkeit periodisch reicher und ärmer — oder wärmer und kälter — machen, so würden dadurch selbstverständlich periodische Beschleunigung und Retardierung des Entwicklungsverlaufs erfolgen, die offenbar als induzierte oder aitiogene Periodizität aufzufassen wären. Aber diese Periodizität hat mit der autogenen Periode der Ontogenese als solcher — Teilung, Wachstum, Teilung, Wachstum — nichts zu tun. Dabei ist zu bemerken, daß, wo mehr komplizierte Ontogenesen in Frage kommen, wo die autogene Periodizität also mehr komplizierter Natur ist, durch äußere Einflüsse gewisse Phasen der Ontogenese ausbleiben oder ausfallen können. So gelangen in nördlichen Ländern verschiedene Spezies nicht zur Fruchtreife oder gar nicht einmal zur Blüte, während die Lebenslage in südlicheren Gegenden die volle „normale" Entwicklung erlaubt. Aber auch des Guten zuviel kann eine ähnliche Wirkung haben, insofern gewisse Pflanzen unserer Flora in den Tropen nicht (oder nicht überall) zum Blühen kommen, wie es z. B. v. Wettstein für *Symphytum* angibt.

Induzierte Periodizität.

Oder, wo verschiedene, an sich gleich „normale", d. h. zur ergiebigen Fortpflanzung führende Alternativen der Ontogenese vorhanden sind, entscheidet die Lebenslage, direkt oder in einer sensiblen Periode, die oft frühzeitig in der Ontogenese liegt, ob die eine oder die andere Modalität der Entwicklung — oder beide zugleich, nacheinander oder simultan — realisiert werden soll. In

schöner Weise hat Klebs hierher gehörige Fragen besonders bei Algen und Pilzen studiert; die verschiedenen fraglichen Fortpflanzungsweisen können insofern als Reaktionen des Organismus auf die betreffenden Faktoren der Lebenslage — und ihrer eventuell periodischen Änderungen — aufgefaßt werden. (Vgl. den Artikel Baur in Bd. III der biol. Abt. der K. d. G.)

Phasen mögen ausfallen; die Periodizität aber bleibt.

Das „Wie" der ontogenetischen Periodizität wird demnach in hohem Grade von der Lebenslage abhängig sein können. Und so ließe sich wohl denken, daß eine Pflanze — möge sie eine relativ niedrig organisierte Alge oder gar eine holzartige dikotyle Pflanze sein — durch besondere Lebenslage zur rein vegetativ verlaufenden, ununterbrochenen Tätigkeit veranlaßt werden könnte. Damit wären charakteristische Phasen der normalen ontogenetischen Periodizität allerdings ausgeschaltet, — aber eine Periodizität bleibt stets: denn jede Zelle, die sich teilt, wirkt periodisch, — um gar nicht der Bildung von Seitenorganen (Blättern usw.) mit ihrer periodischen Entstehung zu gedenken. Nur wenn es gelänge, eine Zelle ganz aperiodisch heranwachsen zu lassen, etwa zu einer großen Kugel, hätten wir die „im Wesen der Organisation" — wie es in dieser Welt sich manifestiert — liegende Periodizität überwunden. Das geht aber nicht.

Ephemere Pflanzen.

Wie wenig die ontogenetische Periodizität als solche von der Lebenslage abhängt, wird wohl am besten verstanden, wenn wir die ephemeren Pflanzen betrachten, die ja bekanntlich im Laufe eines Sommers mehrere bis zahlreiche Generationen erzeugen. Man gedenke der Vogelmiere (*Stellaria media*) oder des Sommerrispengrases (*Poa annua*) als allgemein bekannter Beispiele, oder etwa der zahlreichen Generationen von Schimmelpilzen, wie *Mucor*, *Aspergillus* u. a., die im Laufe der wärmeren Jahreszeit gebildet werden, und zwar auf gleichem Nährboden.

Periodizität der Internodien.

Selbst die ephemeren Pflanzen zeigen nun, sogar in ihren rein vegetativen Organen, eine ganz deutliche Periodizität im Aufbau: die ersten Blätter sind klein, die folgenden größer usw. Solches beruht vielleicht teilweise auf einer anfänglich sparsameren Ernährung der jungen Individuen oder ähnlichen Verhältnissen. Ganz entsprechende Perioden finden wir aber sehr allgemein. Es lohnt sich, einen Augenblick die Triebe unserer Bäume zu betrachten, da ihre diesbezügliche Periodizität „reiner" hervortritt, erstens, weil diese Triebe meistens schnell heranwachsen, wodurch Schwankungen der Lebenslage nur wenig in Betracht kommen können; zweitens, weil sie meistens reichlich proviantiert sind, indem die Winterknospen sehr gut mit Vorrat ausgestattet sind und die Zuleitung von Wasser u. a. während des Austreibens gewöhnlich sehr gut funktioniert; und drittens, weil die Triebe in — bzw. als — Knospen schon im Vorjahre gut geschützt „angelegt" wurden, unter äußeren Verhältnissen, die kaum imstande sein könnten, die Periodizität der Gliederung des Triebes zu induzieren. Diese Periodizität ist offenbar ganz wesentlich autogener Natur.

Der Jahrestrieb.

Jeder typische Jahrestrieb eines Baumes oder Strauches hat sozusagen eine selbständige „periodische Architektur"; er bildet ein relatives Ganzes, ein Glied höherer Ordnung der Pflanzen. Hat man ja auch in nicht allzu ferner

Zeit die Jahrestriebe gewissermaßen als die eigentlichen Pflanzenindividuen aufgefaßt, die Gesamtpflanze (den Baum) dagegen als eine „Kolonie" betrachtet. Auf derartige morphologische Spekulationen kann hier nicht eingegangen werden; auch die Auffassung, daß jedes Internodium mit seinem Blatte als Einheit („Phyton") in der Pflanzenorganisation zu betrachten wäre, müssen wir beiseite lassen. Derartige Vorstellungen aber leiten sich von der Periodizität morphologischer Konstitutionen der höheren Pflanzen ab und sind insofern Ausdrücke sowohl der Sinnfälligkeit dieser Sache als auch der Auffassung, hier „autogenen" Erscheinungen gegenüberzustehen.

Zur Illustration einer solchen Periodizität seien, nach Molls Arbeiten berechnet, folgende Beispiele angeführt. Bei der Roßkastanie (*Aesculus Hippocastanum*) wurden als Ausdruck der typischen „Längenperiode" der Internodien die folgenden Längen gefunden, von der Basis bis zur Spitze des Jahrestriebes fortschreitend: 5 mm, 63 mm, 131 mm, 85 mm und 12 mm. Dabei zeigte es sich, daß die größeren Längen der mittleren Internodien ganz wesentlich auf einer vergrößerten Anzahl von Zellen beruhen und nur in sehr geringem Grade auf stärkerer Streckung der Zellen. Denn die mittlere Länge der Markzellen betrug in den fünf Internodien bzw. 29, 37, 38, 31 und 22 Tausendstel eines Millimeters, während die Zellenanzahl bzw. etwa 200, 1700, 3500, 2700 und 500 war. Ähnliches trifft für andere Spezies zu; nur liegt nicht selten das längste Internodium näher der Spitze.

Auch die Blätter zeigen — ganz abgesehen von der Bildung von Niederblättern u. dgl. periodischen Erscheinungen — in bezug auf Dimensionen, Anzahl der Nerven und Einteilungen (bzw. Blättchen) eine deutliche Periodizität am Jahrestrieb; wobei zu bemerken ist, daß die größten und am reichsten gegliederten Blätter nicht allgemein mit dem längsten Internodium verbunden sind, sondern öfters früher am Triebe placiert sind.

Periodizität der Aberrationen.

Und ganz entsprechend dieser normalen Periodizität findet sich bei Rassen, denen irgendeine „Abnormität" eigentümlich ist (Zwangsdrehung der Stengel, überzählige Blättchen, Becherbildung u. dgl. Aberrationen, die sehr oft erblicher Natur sind), eine mehr oder weniger deutliche Periodizität in bezug auf Häufigkeit und Intensität der Abnormität. De Vries sowie Tine Tammes haben darüber Beobachtungen gemacht. Bald sind die mittleren Teile der Triebe „begünstigt", bald gerade die Basis oder gar die Spitze — es ist dies von Spezies zu Spezies verschieden. Wenn auch reichliche Ernährung meistens das Auftreten der betreffenden Abnormität begünstigt, so zeigt gerade die bei verschiedenen Arten verschieden verlaufende Periodizität, daß diese nicht Konsequenz einer periodischen Ernährungsverschiedenheit sein kann.

Rhythmische Reaktionen.

Auch bei Betrachtung der einzelnen Zelle zeigt sich eine autogene Periodizität. Im Bau der Zellwand sehen wir die dünnen und verdickten Partien meistens schön periodisch wechseln, wie z. B. die Ring-, Treppen- und Schraubengefäße mit ihren regelmäßig angebrachten Verdickungsleisten es demonstrieren. Und was die Funktionen der Zellen betrifft, so kennt man, von den periodischen Pulsationen der Vacuolen freibeweglicher Zellen, etwa Schwärmsporen,

bis zu den autonomen Variationsbewegungen der Blättchen verschiedener Leguminosen (vgl. Bd. III), viele Beispiele einer physiologischen Periodizität, einer Rhythmik der Lebenserscheinungen, die von einer etwaigen entsprechenden Periodizität äußerer Faktoren durchaus nicht induziert wird. Die Grenze zwischen periodischem Bau (Architektur, Struktur, morphologischem Charakter überhaupt) einerseits und periodischer Funktion (Lebenstätigkeit) anderseits läßt sich nicht scharf ziehen, was wohl am deutlichsten hervortritt, wenn wir die Bildung eines Jahresrings betrachten.

Der Jahresring. Bekanntlich bilden unsere Bäume in der Vegetationsperiode alljährlich eine Schicht neuen Holzes, die sich auf einem Querschnitt als „Jahresring“ zeigt. Die Grenze zweier Jahresringe ist meistens recht scharf, indem das zuletzt gebildete „Spätholz“ des Vorjahres gewöhnlich viel dichter gebaut ist als das „Frühholz“ des neueren Jahresrings. (Vgl. dazu Bd. II, Botan. Teil, S. 146.) Man hat dieses Wechseln im Charakter des Holzkörpers in verschiedener Weise erklären wollen, etwa durch schwankende Ernährungs- oder Wasserversorgungsintensität oder durch im Sommer vermutlich zunehmenden Druck seitens der Rinde u. a. m. Aber alle diese Erklärungsversuche, die einander sogar oft direkt widersprechen, hat man jetzt aufgegeben. Der Jahresring — also der im Sommer produzierte Zuwachs des Holzkörpers — verhält sich in bezug auf seine „periodische Architektur“ wie der Jahrestrieb. Nur ist der Jahresring nicht, wie der Jahrestrieb ganz oder teilweise, im Vorjahre schon gegliedert angelegt, sondern er ist ein weit mehr augenfälliger Ausdruck physiologischer Rhythmik. Zur Entfaltung des Jahrestriebs hat die Jahresringbildung nahe Beziehungen. So ist es eine bekannte Erfahrung, daß frühzeitiges Entlauben der jungen Jahrestriebe, indem es zur Bildung von neuen Trieben führt (aus den sonst zur „Ruhe“ bestimmten Knospen der beschädigten Triebe), meist auch zur Verdoppelung des Jahresrings führt. Insofern stört also der Eingriff (Entlaubung z. B. durch Larvenfraß) den normalen Ablauf der Periode der Jahresringbildung, aber die Periodizität selbst bleibt doch bestehen in ihrer Selbständigkeit. Wo aber, wie bei gewissen tropischen Bäumen, keine ausgeprägte Jahresvegetationsperiode vorhanden ist, kann der Jahresring ganz wegfallen oder mindestens sehr verwischt werden. Ein leicht zugängliches Beispiel dafür ist das Zigarrenkistenholz (*Cedrela odorata*, Westindien, Südamerika), dessen eleganter, einfacher Bau zur Einführung in die Holzanatomie sehr geeignet ist.

Jahreszeiten. Durch diese Betrachtungen werden wir zu den Jahreszeiten geführt. Die auffälligste und darum auch die populärste Periodizität der Pflanzenwelt ist die „Jahresperiode“ der Vegetation. In unseren temperierten Zonen, wo wir das Jahr scharf in Winter- und Sommerhälfte teilen können, wo wir von dunkler und heller oder kalter und warmer Zeit sprechen, haben wir demzufolge auch eine „weiße“ (kahle) und „grüne“ Zeit zu trennen. Der Laubfall ist die wehmütige Einleitung zum Winter; die Laubentfaltung und das Frühlingsblühen — „im wunderschönen Monat Mai“ — leiten den Sommer ein.

Die Jahresperiode der Vegetation ist, wie sie sich äußert, selbstverständ-

lich von der Periode des Umlaufs unseres Planeten abhängig. Hier haben wir direkt aitiogene Periodizität, d. h. also hervorgerufene, durch äußere Faktoren „zwangsweise" induzierte Periodizität. Und diese Periodizität zeigt sich in etwas verschiedener Weise je nach der zonalen und klimatischen Natur der gegebenen Landschaft. Betrachten wir die Erde als Ganzes, so werden wir Klimate finden, die nur wenig Periodizität zeigen, andere aber, die in größter Schärfe periodische Schwankungen haben. Man bezeichnet oft als „äquatoriale Klimate" die heißen Klimate ohne Trockenperiode gewisser Äquatorialgegenden („Regenwälder"). Und als schroffster Gegensatz dazu können die strengsten polaren Klimate ganz ohne warme Jahreszeiten erwähnt werden. Hier ist eine Vegetation praktisch gesprochen unmöglich gemacht. Am stärksten müssen die Vegetationsperioden sich markieren, wo entweder die Temperatur oder der Niederschlag im Jahresverlauf stark wechselt. Dies ist nun in den heißen Klimaten mit Trockenperiode und in den temperierten Klimaten mit Frostperiode der Fall.

Phänologische Unterschiede der Spezies.

Indem wir somit diese Klimate besonders berücksichtigen, fällt es sofort auf, daß die verschiedenen Pflanzenspezies ein sehr verschiedenes zeitliches Verhalten aufweisen. Die sog. Phänologie, d. h. die Lehre von den Zeitpunkten der jahresperiodischen Erscheinungen frei- oder wildwachsender Spezies, hat Beobachtungen aus dem In- und Ausland gesammelt, wodurch ein Bild des periodischen Auftretens der verschiedenen Entwicklungsphasen sehr vieler Spezies erhalten worden ist. Ohne auf diese Daten einzugehen, können wir aus ihnen aber die Tatsache hervorheben, daß verschiedene Spezies einer ganz lokalen Flora höchst verschiedene phänologische Erscheinungen aufweisen können. So sehen wir schon im Februar — oder gar im Januar, mitunter sogar noch vor Weihnachten — *Eranthis hiemalis* (der Winterling) aus der Erde blühend hervorbrechen; das Schneeglöckchen folgt bald, und später kommt *Crocus* usw. mit dem Frühling. *Eranthis* und Schneeglöckchen sind aber mit der Reifeperiode fertig und schon abgestorben, wenn viele andere Pflanzen kaum ihren Lebenszyklus begonnen haben. Namentlich auch in bezug auf die Zeiten des Blühens sehen wir große Unterschiede; jede Jahreszeit hat ihre Blüher — *Colchicum autumnale* im Spätherbst mit seinen „nackten" Blumen, denen erst im Frühling die Triebe mit den Kapseln folgen, und *Jasminum nudicaule* mit seinen schönen gelben, in Pausen der Härte des Winters sich öffnenden Blumen sind wohl die sonderbarsten Erscheinungen „verschobener" Blütezeiten. Aber alle die großen Verschiedenheiten der Spezies einer Flora in bezug auf das zeitliche Eintreffen ihrer Lebensphasen zeigen ja übereinstimmend, wie diese Phasen als solche nicht schlechthin Ausdrücke der äußeren Periodizität sind — ganz wie wir es oben für die ephemeren Pflanzen fanden.

Der Johannistrieb.

Wohl am allerdeutlichsten zeigt sich diese Unabhängigkeit bei dem sog. Johannistrieb (wiederholtem Austreiben), der für Buche und Eiche so charakteristisch ist. Die genannten Bäume gehören zwar nicht zu den am frühesten ergrünenden Holzgewächsen, wenn aber das Austreiben erst ein-

mal angefangen hat, so verläuft der Prozeß sehr rasch weiter. Bei der Buche erfolgt der Johannistrieb meistens 20—30 Tage, bei der Eiche etwa einen bis anderthalb Monat nach Beendigung des ersten Austreibens, durch welches sonst normalerweise der Jahrestrieb sozusagen in einem Zug, mit einfacher Periode, entwickelt wird. Es ist gewöhnlich nur die Endknospe des betreffenden „Frühlingstriebes", welche beim Johannistrieb beteiligt ist; und bei weitem nicht alle Zweige eines Baumes haben Johannistriebe. Aber immerhin gehört der Johannistrieb zu den normalen Erscheinungen der Buche und Eiche; er zeigt sich alljährlich, wie auch der Charakter des Sommers ist, und sein Wachstum führt zur ähnlichen „periodischen Architektur", die wir für den gewöhnlichen Frühlingstrieb kennen. Mit einem Johannistrieb wird also der betreffende Jahrestrieb zweifach periodisch gebaut. Dabei weicht der Johannistrieb öfters mehr oder weniger auffällig vom Frühlingstrieb ab, z. B. in Blattform oder Farbe. Alle Versuche, etwa durch Einpflanzen von jungen Buchen oder Eichen ins Warmhaus, durch Dunkelstellung u. a. m., den Johannistrieb zu hindern, bzw. die zeitweilige Unterbrechung in der Entwicklung des Jahrestriebs zu umgehen, sind fehlgeschlagen, wie Späth näher mitgeteilt hat. Somit sehen wir hier, bei der Pflanze in der günstigsten Lebenslage, eine periodische Sistierung des Wachstums des Jahrestriebs eintreten. Gar nicht selten, besonders bei der Eiche, bilden sich sogar drei oder vier „Johannistriebe" nacheinander. Der ganze Jahrestrieb bekommt alsdann eine mehrfach periodische Architektur.

Gewöhnlich wird der u. a. durch Endknospenbildung markierte Abschluß des „normalen" einfach periodischen Jahrestriebs — welcher ja bei vielen Bäumen, z. B. Ulme u. a., erst gegen den Herbst erfolgt — als eine „Anpassungserscheinung" betrachtet, durch welche rechtzeitig vor dem Winter eine „Holzreife" erlangt wird. Und der Laubfall wird erst recht als eine zweckmäßige Anpassung angesehen. Es ist nun aber doch eigentümlich, daß gerade bei den in unserem Klima so verbreiteten Baumarten Buche und Eiche diese Anpassungserscheinungen so schlecht realisiert sind. Namentlich steht es bei der Eiche recht übel; nicht nur führt der oft sogar wiederholte Johannistrieb zu langen unreifen, im Winter absterbenden Spitzen der Jahrestriebe, sondern das Laub „fällt" oft nicht, sondern wird, an den Zweigen sitzend, von der Ungunst des hereinbrechenden Winters getötet. Verschiedene „Rassen" oder Biotypen der Eichen verhalten sich dabei etwas verschieden. Auch Buchen, namentlich junge Bäumchen, lassen ihr Laub an den Zweigen abtöten; das verdorrte Laub wird erst im Frühling abgeworfen, gleichzeitig mit der Entwicklung der neuen Belaubung.

Vermeintliche Anpassung.

W. Magnus, welcher dieses Verhalten näher studierte, betont, daß es voreilig ist, wie es vielfach geschieht, anzunehmen, die „normalen" jahresperiodischen Manifestationen unserer meisten einheimischen Baumarten seien durch Einwirkung der klimatischen Periodizität im Laufe langer Zeiten allmählich als oder durch Anpassung erworben. Denn Jahrtausende haben, wie Magnus sagt, nicht ausgereicht, die offenbar der jetzigen Lebenslage unserer Eichen und

Buchen sehr wenig entsprechende sonderbare Periodizität dieser beiden Spezies zu unterdrücken bzw. in adäquate Periodizität umzuändern.

Die gegebene Reaktionsnorm.

Es kann somit, gerade mit den Erfahrungen über Buche und Eiche als Grundlage, behauptet werden, daß ein periodisches Klima nicht ein Vermögen des Organismus hervorrufen wird, durch adäquate Periodizität zu reagieren; sondern diese Reaktionsfähigkeit, also eine besondere Reaktionsnorm, muß im voraus gegeben sein, bzw. sonstwie gewonnen werden. Es stimmt diese Auffassung sehr gut mit der heutigen Auffassung der Vererbungsforschung überein (vgl. den zweiten Artikel Johannsen, besonders S. 643).

Zweckmäßigkeit.

Die ganze Lehre von Anpassung und Zweckmäßigkeit, die auch von biologischer Seite so oft in naturphilosophischer Weise, namentlich im Anschluß an den Lamarckismus oder an die vielumstrittene Darwinsche „Selektionstheorie" behandelt wird (z. B. in dem Artikel Zur Strassen), wird man unzweifelhaft revidieren müssen, und zwar vom empirisch-experimentellen Standpunkte aus, im Anschluß an Vererbungsforschung und Entwicklungsmechanik (vgl. dazu die Artikel Laqueur und Przibram). An dieser Stelle können diese Fragen nicht näher behandelt werden.

Periodizität in den Tropen.

Dagegen wenden wir uns den periodischen Vegetationserscheinungen in den Tropen zu, um nachzusehen, wie die diesbezüglichen Erfahrungen mit unserer Betrachtung stimmen. In Gebieten, wo ausgeprägte Trockenzeit mit Regenzeit periodisch wechselt, hat man Erscheinungen einer vegetativen Jahresperiode, die ganz analog unserer Sommer-Winter-Periode ist. Daß doppelte Jahresperiode — wegen zwei Trockenzeiten im Jahre — vorkommen kann, sei nur beiläufig erwähnt. Prinzipiell Neues lehren uns derartige Perioden nicht.

Ganz anders aber in den feucht-warmen „Äquatorialklimaten". Trotz angenäherter Gleichmäßigkeit in den Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen und jedenfalls gänzlich ohne tiefere kausale Beziehung zu den immer vorkommenden mehr oder weniger deutlichen, kleineren periodischen Schwankungen der klimatischen Faktoren kommt nun, wie neuerdings namentlich Volkens näher geprüft hat, bei gewissen holzartigen Spezies (*Hevea* u. a.) eine schöne Periodizität gerade in bezug auf Laubentfaltung vor, indem mehrmals im Jahre ein abgeschlossener, blattragender Trieb mit einer gewissen Schnelligkeit entwickelt wird. Volkens bezeichnet diesen Vorgang als „Blattschub". Die Bildung solcher Blattschübe hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Johannistrieb. Und Volkens faßt diese Periodizität als autogen auf, was unzweifelhaft richtig ist, obwohl die formale Möglichkeit nicht geleugnet werden kann, daß, wie Klebs meint, hier die immerhin stets vorhandenen geringen Schwankungen der klimatischen Faktoren mitwirken. Dieses könnte wohl besonders für die Laubfallserscheinungen zutreffen, die ebenfalls eine, wenn auch weniger regelmäßige Periodizität zeigen. Gewisse Autoren, die das an und für sich sehr berechtigte Streben haben, womöglich alle biologischen periodischen Erscheinungen als aitiogen nachweisen zu können, denken sogar an etwaige Nachwirkungen früherer klimatischer Periodizität. Dadurch werden wohl die Grenzen einer empirisch-nüchternen Forschung überschritten, und wir werden in

reine Spekulation geführt. Wichtig ist es übrigens, festzustellen, daß — wie Schimper u. a. längst gefunden haben — verschiedene Äste eines Baumes die Phasen ihrer Periodizität nicht immer gleichzeitig durchlaufen. Es spricht doch dies mehr zugunsten einer autogenen als einer von der speziellen Außenwelt hervorgerufenen Periodizität.

Wie schon oben angedeutet, finden sich in den feucht-warmen Klimaten auch Bäume, die keine deutliche Blattschub- oder Laubfallsperiodizität zeigen; daß sie aber in ihrer Lebenstätigkeit nicht „aperiodisch" sind, ist jedoch aus dem anfangs Gesagten selbstverständlich. Wie Volkens und Klebs nachwiesen, finden sich alle Übergänge zwischen Spezies mit ruhigem, recht stetigem Fortwachsen einerseits und mit schnellem, stoßweisem Treiben anderseits.

Die periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens in den betreffenden Klimaten zeigen uns somit augenfällige Beispiele autogener Periodizität, und wir haben hier das Gegenstück zur Erfahrung aus den temperierten Zonen: Konnte hier das ausgeprägte Wechseln der klimatischen Jahresperiode die Buche und Eiche nicht zu einer adäquaten „typischen" Jahresperiode des Treibens und Laubfalls zwingen, so kann anderseits das feucht-warme Klima dort die ausgeprägte autogene Blattschubperiodizität nicht verwischen oder ausgleichen. Daß hier die allermeisten Bäume eine recht scharfe Jahresperiode (mit gelegentlicher lokaler Störung an einzelnen Zweigen!) haben, und daß dort den Bäumen vielfach eine deutliche Treibperiode fehlt, sagt natürlicherweise zunächst gar nichts über die Kausalität bzw. Entstehungsgeschichte dieser Unterschiede in den Floren. Während die äquatorialen Klimate offenbar den größten Spielraum für die hier in Frage kommenden verschiedenen Reaktionen zulassen, kann wohl andererseits behauptet werden, daß gerade solche Pflanzenarten am besten sich einem periodischen Klima fügen können, die eine in ihrer ganzen Reaktionsnorm bedingte Neigung zu scharfer Periodizität haben. Von „erblicher Anpassung" braucht dabei gar keine Rede zu sein.

Die Tagesperiode.

Ist somit die Jahresperiode eine komplizierte Sache, die recht verschiedene Erscheinungen umfaßt, so sind in bezug auf den täglichen periodischen Wechsel der Lebenslage die Reaktionen der Pflanzen meistens einfacher. So spielt das Tageslicht eine eminente Rolle bei der Ernährung der grünen Pflanzen, weshalb wichtige Assimilationsvorgänge des Nachts sistiert sind, wie auch die meistens höhere Temperatur am Tage verschiedene physiologische Vorgänge beschleunigen kann, während gerade die Dunkelheit der Nacht anderen Tätigkeiten, so z. B. oft der Zellenstreckung, günstiger ist. Dabei induziert nun die Tagesperiode (besonders der Beleuchtung) oft eine Nachwirkung, die längere oder kürzere Zeit andauern kann, wie es besonders bei den sog. Schlafbewegungen vieler Blätter deutlich hervortritt. Auf diese Sache, die näher im dritten Bande (Artikel v. Guttenberg) behandelt wird, kann an dieser Stelle nur hingewiesen werden. Man hat mitunter in dieser Nachwirkung Stützen für Lamarckische Ideen sehen wollen, was aber offenbar ganz irrelevant ist.

Ruheperioden und erzwungene Untätigkeit.

Man bezeichnet oft verschiedene Stillstände der Lebensäußerungen als Ruheperioden, ob nun alle oder nur gewisse mehr oder weniger augenfällige

Vorgänge betroffen werden. Hier muß man aber die direkten Folgen ungünstiger Beeinflussung als erzwungene Untätigkeit scharf von den eigentlichen Ruheperioden unterscheiden. Wenn trockene Samen „ruhen", so ist das eine durch Wassermangel erzwungene völlige Untätigkeit, und ganz dasselbe trifft zu, wenn die Kälte etwa die Keimung oder das Wachsen oder die Gärtätigkeit oder überhaupt das Gesamtgetriebe des betreffenden lebenden Organismus hindert. Denn sobald die Lebenslage sich „bessert", kann die Lebenstätigkeit wieder einsetzen — mit oder ohne Nachwirkung der betreffenden Untätigkeitsursache. Wenn aber ein soeben gereiftes lebendes Samenkorn trotz passender Temperatur, Feuchtigkeit und anderen äußeren Bedingungen der Keimung wohl quillt, aber nicht keimen „will", — so haben wir eine wirkliche „Ruheperiode" vor uns; erst nach einer gewissen Zeit wird der Same keimfähig, ohne daß wir bis jetzt imstande sind, die Natur der betreffenden Änderung im Innern des trocken aufbewahrten Samens näher zu präzisieren.

Ruhende Knospen. Am augenfälligsten ist wohl aber die Ruheperiode der Winterknospen unserer Holzgewächse. Diese Knospen werden an den ganz jungen Zweigen in den Blattachseln angelegt; sie wachsen im Laufe des Sommers als gedrungene, nahrungsreiche, geschlossene Gebilde heran, ihre „Schuppen" entwickeln sich zu schützenden Decken, und beim herbstlichen Laubfall sind sie längst für die Überwinterung fertig. Es wird oft gemeint, daß der Laubfall den Eintritt der Ruhe markiert; aber nichts kann irriger sein. Laubfall hat nichts mit der Ruhe der Knospen zu tun, wie es die immergrünen Holzgewächse, die ja auch ruhende Knospen tragen, deutlich zeigen. Ja, meistens — besonders in den Tropen — fällt hier gerade das alte Laub, wenn die Ruheperiode der Knospen eines Blattschubs aufhört! Und die Ruhe der Knospen hat ebenfalls nichts mit der Fertigstellung des Jahresrings, der sog. „Holzreife", zu tun. Die Sache verhält sich so, daß die Entwicklung der Winterknospen gleich von Anfang so reguliert ist, daß kein lebhaftes Wachstum der sich ausformenden Internodien- und Blätter- bzw. Blütenanlagen erfolgt — völlig im Gegensatz zu nicht ruhenden Knospen z. B. wachsender Kräuter oder Stauden. Diejenigen Knospen der Jahrestriebe vieler Bäume (z. B. der Erle und Ulme), welche ohne Ruhe direkt „Bereicherungstriebe" bilden, zeigen vielleicht am deutlichsten die Abweichung von ruhenden Winterknospen.

Künstliche Störung der Ruhe. Die Ruheperiode der Winterknospen ist durch „innere Zustände" bedingt, sie ist ganz deutlich autogener Natur; und dasselbe trifft zu für die Ruhe des Keimes in dem Samen, indem der Keim sich ja auch trotz sehr günstiger Lebenslage als gedrungenes Gebilde entwickelt. Wie aber die Knospen bzw. der Keim im Schossen bzw. im Auskeimen gehemmt werden, wissen wir nicht. Früher glaubte man vielfach — und einige Autoren stehen noch immer auf diesem Standpunkt —, daß ein gewisser Hungerzustand (etwa Mangel an Zucker bzw. an Verdauungsferment) oder ähnliche gröber charakterisierte Stoffwechselzustände für die Ruhe verantwortlich wären. Dies trifft aber gar nicht zu; die vorliegenden Analysen z. B. der Tulpenzwiebeln und deren Triebknospen in ver-

schiedenen Phasen der Ruhe stimmen nicht damit. Viel eher ist es das Keimen oder Treiben, welches rückwirkend den Stoffwechselverlauf bestimmt.

Zahlreiche Versuche sind gemacht, der Frage der Ruhe näherzutreten, namentlich indem man allerlei Mittel verwendete, um die Ruhe zu stören. Daß vorübergehendes Abkühlen, etwa während einer natürlichen Frostperiode, oder z. B. zeitweiliges leichtes Verschrumpfen, oder vorübergehendes kräftiges Erwärmen, oft als Nachwirkung eine Abkürzung der Ruhe bedingen kann, wußten die praktischen Gärtner lange, und sie haben besonders das Abkühlen und Verschrumpfen mit gewissem Erfolg beim „Frühtreiben" benutzt. Aber erst mit den vor 20 Jahren angefangenen Versuchen, die Ruhe mittels Äther oder Chloroform zu beeinflussen, wurde dem Verständnis des Ruhephänomens ein kleiner Schritt nähergerückt. Denn es zeigte sich, daß die genannten anästhetischen Mittel in zwei Phasen der Ruheperiode wirksam waren, nämlich im Anfange der Periode und am Ende derselben, dagegen nicht in der Mitte der Periode. Und dasselbe trifft für die jetzt in der Praxis so vielfach benutzte Wärmebehandlung (Warmbadmethode) zu. Dadurch wurde die ganze Periode sachgemäß in drei Abschnitte geteilt, die man Vor-, Mittel- und Nachruhe nennt.

Frühtreiben.

Ruhephasen.

Diese drei Phasen der Ruhe haben bei verschiedenen Organen (Keimen, Winterknospen, „Augen" der Knollen u. a. m.) und Spezies oft sehr verschiedene Länge. Die Vorruhe dauert vom ersten Anfang der Bildung des betreffenden Organs bis etwa zur annähernden morphologischen „Fertigstellung" desselben als typisches Ruheorgan. Die Mittelreihe kann von ganz kurzer bis sehr langer Dauer sein, besonders zeigen Samen wilder Pflanzen oft ein sehr launisches Verhalten; selbst Samenkörner der gleichen Frucht können sich sehr verschieden verhalten. Die Nachruhe kann als allmähliches Aufhören der Ruhe bezeichnet werden, sie geht ganz gradweise in die volle Treib- oder Keimfähigkeit über.

Beispiele ruhender Knospen.

Als Beispiele seien die Ruheperioden der Winterknospen von Flieder und Buche kurz erwähnt. Was den Flieder (*Syringa*) betrifft, betrachten wir besonders die Blütenknospen, die bekanntlich große praktische Bedeutung für die Blumentreiberei haben. Eine solche Knospe wird in der Blattachsel angelegt und ist von Anfang an in der Vorruhe: sie ist im Treiben gehemmt. Die Hemmung kann aber aufgehoben werden. Es genügt, dem Strauche die Blätter zu rauben; sofort fangen die Knospen an zu treiben. Dieser Erfolg ist aber nur bis etwa Mitte Juni erreichbar. Bei später ausgeführter Entlaubung treiben die Knospen nicht mehr; sie sind jetzt tiefer in Ruhe getreten, obwohl sie noch nicht ganz „fertig" sind. Um diese Zeit wird es entschieden, ob eine Knospe Blüten anlegt oder nicht; deshalb kann man durch Treiben mittels Entlaubung nicht Blumen beim Flieder erhalten. Aber jetzt können doch die Knospen zum Treiben gebracht werden, nämlich wenn man den Strauch bzw. die betreffenden Zweige mit Äther oder Chloroform etwa zwei Tage lang beeinflußt — einfach, indem man die Pflanze in einem geschlossenen Raum mit einem passenden Quantum Äther oder Chloroform stellt. In dieser Weise kann man z. B. blühenden Flieder erhalten. Später im Sommer, etwa gegen Ende August, hilft

aber Ätherisierung nicht mehr. Jetzt ist die Mittelruhe eingetreten. Erst anfangs November beginnt die Nachruhe, allmählich kann wieder mit Erfolg ätherisiert bzw. mit Warmbad operiert werden (34—40 Stunden bei etwa 30° C), um Treibfähigkeit hervorzurufen. Und noch später, etwa zu Ende des Jahres, sind die Knospen ganz aus der Ruhe getreten; jetzt können sie sogar am besten ohne solche künstliche Vorbehandlung getrieben werden — das Treiben gelingt leicht, wenn die Pflanzen nur passend warm und feucht gestellt werden. Bei verschiedenen Fliedersorten liegen die Zeitpunkte der Ruhephasen etwas verschieden; hier wurde speziell an die beliebte Sorte Charles X. gedacht. Die Witterungsverhältnisse im Sommer und Herbst sind auch nicht ohne Einfluß. Und mit geschickter Anwendung von Ätherisierung und Frühtreiben hat man übrigens eine zweifache Periodizität im Jahre erhalten können — eine Verdoppelung, die also von außen induziert ist.

Die Laubknospen der Buche verhalten sich ganz ähnlich — nur dauert die Mittelruhe viel länger als beim Flieder.

Hypothetisches über die Ruheperiode.

Wahrscheinlich ist bei der Ruheerscheinung ein regulierendes, antagonistisches Spiel beteiligt. Man kann sich etwa folgendes vorstellen: In der Vorruhe ist eine Wachstums-„Aktivierung“ vorhanden, sie wird aber von einer Hemmung „gebremst“. Wird die Hemmung jetzt aufgehoben (Äther u. a.), so erfolgt ein Treiben leicht. Beim Eintritt der Mittelruhe bleibt offenbar die Hemmung bestehen, aber die Aktivierung sinkt bis auf Null — darum nützt es jetzt nicht, daß die Hemmung mit den genannten Mitteln entfernt wird. In der Nachruhe steigt die Aktivierung aber allmählich, während die Hemmung in Abnahme begriffen ist — jetzt kann man wieder mit Erfolg ätherisieren usw. Zuletzt ist die Hemmung ganz verschwunden, und das Treiben geht von selbst, wenn nur die passenden äußeren Verhältnisse geboten werden. Dabei ist aber noch zu bemerken, daß Ätherisieren und Warmbad das Austreiben an sich etwas stören; wo diese Mittel eine Hemmung aufheben, merkt man die genannte Störung offenbar nicht; erst wenn nach beendeter Ruhe alle Hemmung fort ist, tritt die Störung als Verzögerung des Austreibens sehr deutlich hervor.

Rückblick

Periodizität in der Lebenstätigkeit ist unzweifelhaft tief in dem Wesen der Organisation begründet, obwohl viele periodische Vorgänge mehr oder weniger direkt von äußeren Faktoren bedingt sind. Schließlich ist aber das Wesen jeder Organisation, wie die Welt jetzt vorliegt, von dem Zusammenspiel der Organismen mit der Lebenslage in der langen Geschichte unseres Planeten beeinflußt worden. Daß aber viele Autoren die Diskussion über Periodizität der Pflanzen immer mit phylogenetischen Spekulationen verknüpfen, wobei meistens eine vermeintlich allmähliche erbliche Fixierung des Einflusses periodischer Klimafaktoren ohne weiteres vorausgesetzt wird, ist zu bedauern; denn dadurch wird kaum Klärung, sondern wohl nur Trübung erreicht. Viel wichtiger ist die nüchterne eingehende Untersuchung der vorliegenden Periodizität selbst; hier ist noch sehr viel zu wünschen, wie es aus diesem Artikel wohl hervorgehen wird. Zumal wird bei den Spekulationen über mögliche oder vermeintliche Entstehungswege gegebener Zustände nur zu oft übersehen, daß

identische Erfolge oder Zustände auf sehr verschiedenen Wegen erreicht werden können!

Als allgemeiner Zug der Periodizität bei gleich- oder fast gleichbleibender Lebenslage kann es vielleicht betont werden, daß physiologische Vorgänge selbst zu einer Veränderung des Zustandes des individuellen Organismus führen werden, und daß dadurch früher oder später neue, kompensierende Reaktionen hervorgerufen werden, die ihrerseits wieder andere hervorrufen bzw. „von selbst" ausklingen. So war ja der Fall schon beim einfachen Bakterium, dessen autogene Periodizität — nach Wachstum eintretende Teilung, nach Teilung erneutes Wachstum — uns als Einleitung diente.

Neuere Literatur.

(Vergleiche dazu auch die Artikel von BAUR und GUTTENBERG in Bd. III.)

BURGERSTEIN, 1911: Fortschritte in der Technik des Treibens usw. Progressus Rei Botanicæ Bd. 4.

CHRISTENSEN, 1908: Kemiske Undersögelser over Lög... (Oversigt over D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandlinger 1908.)

DRUDE, O., 1913: Die Ökologie der Pflanzen.

GOEBEL, K., 1913: Organographie der Pflanzen I, Allgemeine Organographie, 2. Aufl.

JOHANNSEN, W., 1906: Das Ätherverfahren. 2. Aufl.; vgl. auch Naturwiss. Wochenschrift N. F. Bd. 2, 1903.

JOST, L., 1913: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl.

KLEBS, G., 1911: Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen (Sitz.-Bericht der Heidelberger Akad. d. Wiss.)

MAGNUS, W., 1913: Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buchen. (Biolog. Centralblatt Bd. 33.)

MOLISCH, H., 1909: Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen.

MÜLLER-THURGAU u. SCHNEIDER-ORELLI, 1910 u. 1912: Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen. (Flora N. F. Bd. I u. IV.)

SIMON, 1906: Untersuchungen über...Wachstumsfaktoren usw. (Jahrbücher für wiss. Bot., Bd. 43.)

SCHIMPER, A. F. W., 1898 (1908): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. (2. unveränderte Aufl.)

SPÄTH, 1912: Der Johannistrieb.

TAMMES, TINE, 1903: Die Periodizität morphologischer Erscheinungen bei den Pflanzen. (Verhandelingen der Kgl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 2. Sect., Deel. IX, No. 5.)

VOLKENS, 1912: Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen.

WARMING-JOHANNSEN, 1909: Lehrbuch der allgemeinen Botanik.

GLIEDERUNG DER ORGANISMENWELT IN PFLANZE UND TIER.

Von

Otto Porsch.

Chemische Verwandtschaft zwischen Blattgrün und Blutfarbstoff.

„Blut ist ein ganz besonderer Saft.“ Als Goethe diese Worte niederschrieb, hätte sich auch die kühnste Phantasie nicht erträumt, daß in diesem selbst dem Forscher neuesten Datums als ureigenstes tierisches Vermächtnis erscheinenden „besonderen Safte“ noch heute ein Stück Verwandtschaft beider Naturreiche nachklingt. Und doch haben die Forschungen der jüngsten Zeit gezeigt, daß zwischen einem Abbauprodukt des Blattgrüns (Chlorophylls), dem Phylloporphyrin, und einem solchen des Blutfarbstoffs, dem Hämatoporphyrin, eine geradezu verblüffende Ähnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung und in den von den beiden Stoffen gelieferten Spektren besteht. Obwohl beiden Stoffen — Blutfarbstoff und Blattgrün — ganz verschiedene Funktionen zukommen, ist es doch mehr als auffallend, daß die Natur in beiden Reichen wichtige Lebensvorgänge an die Existenz chemisch nahe verwandter Farbstoffe gebunden hat, welche deutliche Beziehungen zum Lichte zeigen. Wenn noch heute Blütenpflanzen und Säugetiere miteinander chemisch so nahe verknüpft sind, dann dürfen wir uns nicht wundern, daß, je tiefer wir im System zu den Einzelligen hinabsteigen, die verwandtschaftlichen Berührungspunkte immer zahlreicher werden, und wir stehen schließlich an einem Punkte des großen Stammbaumes des Lebens, wo uns das Kriterium fehlt, um von Pflanze oder Tier zu sprechen.

Ernährung von Tier und Pflanze.

Heute wissen wir, daß die Begriffe „Tier“ und „Pflanze“ im weitesten Sinne des Wortes keineswegs bloß Zusammenfassungen stammesgeschichtlich verwandter sondern auch vielfach physiologisch ähnlicher Lebewesen bedeuten. Die Art und Weise, wie sich der Organismus seine eigenen Leibesbestandteile aufbaut, ist in erster und letzter Linie maßgebend für die durch das Ordnungsbedürfnis des Menschengeistes, aber keineswegs durch die Natur selbst gezogene Grenze zwischen den beiden Lebensreichen. Die mit grünem Farbstoffe ausgestattete Pflanze versteht es, aus anorganischer Substanz und Kohlensäure im Lichte organische Substanz zu bilden; das Tier dagegen braucht als Nährstoffe Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fett, also organische Verbindungen. Die Pflanze bildet aus einfachen und z. T. hochoxydierten anorganischen Verbindungen hochzusammengesetzte und niedrigoxydierte Körper wie Kohlehydrate, Fette, Eiweißkörper, Harze, Öle usw. Bei dieser Synthese wird lebendige Kraft in Spannkraft umgewandelt und Wärme gebunden. Im tierischen Organismus unterliegen dagegen die als Nahrung aufgenommenen hoch

zusammengesetzten und niedrigoxydierten Verbindungen einer Analyse und Oxydation. Als Endprodukt des tierischen Stoffwechsels erscheinen demnach einfache und z. T. hochoxydierte Verbindungen wie Wasser, Kohlensäure, Ammoniak usw. Hierbei wird Sauerstoff aufgenommen und Spannkraft in lebendige Kraft umgewandelt. Die lebendige Kraft äußert sich in Bewegung und Wärmebildung. Während die Assimilationsvorgänge bei Pflanze und Tier entgegengesetzten Charakter haben, ist die Atmung bei beiden gleich. (Näheres in dem von Haberlandt und Rubner redigierten Band III „Physiologie und Ökologie" der Kultur der Gegenwart.)

Vergleich zwischen Pflanze und Tier.

Mit den geschilderten ernährungsphysiologischen Verschiedenheiten stehen andere Unterschiede in ursächlichem Zusammenhang. Für die Assimilation der grünen Pflanze bedeutet das Licht die wichtigste Voraussetzung. Dies macht uns auch ihr Bestreben verständlich, die Organe im Lichte auszubreiten, um sich möglichst viel dieser kostbaren Energiequelle zu sichern. Ein hervorstechender Charakterzug des Pflanzenkörpers, die Organentfaltung nach außen, wird uns hierdurch begreiflich. Diese Organentfaltung nach außen bedeutet aber gleichzeitig ein Preisgeben der Organe an Sturm und Wetter, von belebten äußeren Feinden ganz abgesehen. Die Sicherung der Festigkeit wird zweite Lebensforderung. Wir verstehen ein zweites Charaktermerkmal der Pflanzennatur, das starre Zellgerüst. Dies kann sich die Pflanze im Gegensatz zum Tier um so eher leisten, als sie ihre Nahrung bloß in gelöster Form aufnimmt, so daß für deren Durchtritt und Wanderung die wasserdurchlässige Zellulosemembran kein Hindernis bedeutet. Anders das Tier. Die schwierige Diffundierbarkeit der hochzusammengesetzten kolloidalen Nahrungsmittel findet ihren anatomischen Ausdruck in membranlosen Zellen. Die Lösung der Nahrung bedingt die Ausbildung innerer Verdauungsflächen.

Die Notwendigkeit der Beschaffung organischer Nahrung zwingt das Tier zu regelmäßigen Ortsveränderungen. Im Gegensatz zum freibeweglichen Tier erscheint die Pflanze an die Scholle gebunden, der sie durch ihr Wurzelsystem ihre anorganische Nahrung entnimmt. Die Pflanze ist zwar auch zu den verschiedensten, oft sogar sehr lebhaften Bewegungen bestimmter Organe befähigt, aber es sind niemals Bewegungen, welche das Individuum als Ganzes instand setzen, seinen Ort zu verändern (Ausschleudern von Sporen, Samen, Reizbewegungen des Blattes der Sinnpflanze, Bewegungen der Ranken usw.).

Die erwähnten Unterschiede charakterisieren jedoch bloß den Normaltypus der höher stehenden grünen, sich selbst ernährenden Pflanze und das vielzellige Tier. Aber auch hier können sie versagen. Denn es gibt auch grüne Pflanzen, die außer der normalen Assimilationsfähigkeit noch die Fähigkeit besitzen, organische Nahrung zu verarbeiten (insektenfressende Pflanzen). Diese leiten uns hinüber zu den echten Parasiten, welche unter vollständigem Verlust des grünen Farbstoffes und infolgedessen auch aller eigenen Assimilationstätigkeit zu bleichen oder braunen Schmarotzern geworden sind (Schuppenwurz, Sommerwurz). Auf der anderen Seite stehen die Fäulnisbewohner (Saprophyten), welche, ebenfalls des Blattgrüns und eigener Assimilationsfähigkeit verlustig geworden, ihre Nahrung

aus organischen, verwesenden Stoffen beziehen (Fichtenspargel, Nestwurz). Aber auch selbständig sich ernährende Pflanzen sind nicht ausschließlich auf das Chlorophyll als assimilierenden Farbstoff angewiesen; z. B. die Purpurbakterien, für deren Assimilation im Lichte außer einem grünen auch noch ein roter Farbstoff entscheidend ist (Molisch 1907).

Selbst im Reiche der höheren Pflanzen lassen uns also sehr geläufige Unterscheidungsmerkmale zwischen Pflanze und Tier häufig im Stiche. Noch mehr ist dies der Fall, je tiefer wir im System herabsteigen. Vor allem versagt hier das für die höheren Tiere gegebene Kriterium der Fähigkeit selbständiger Ortsveränderung in zahlreichen Fällen vollständig. Denn einerseits sind zahlreiche ein- und vielzellige Algen entweder zeitlebens oder in bestimmten Entwicklungsstadien imstande, ihren Ort selbständig zu verändern, andererseits gibt es zahlreiche Tiere mit zeitweilig oder ständig festsitzender Lebensweise.

Diese Tatsachen, die heute jedem naturwissenschaftlich Gebildeten bekannt sind, waren noch vor etwa 50 Jahren so überraschend, daß selbst Fr. Unger anläßlich der ersten Beobachtung des Austrittes der Schwärmsporen aus den Schläuchen der grünen Schlauchalge (*Vaucheria clavata*) seinem Freunde Endlicher schrieb: „Ein momentanes Tierwerden ist kein Zweifel mehr."

So bleibt also in vielen Fällen als einziges Kriterium pflanzlicher Natur bloß die Fähigkeit übrig, anorganische Substanz mit Hilfe eines Farbstoffes von kompliziertem chemischen Aufbau im Licht in Körpersubstanz zu verwandeln. Hat sich aber ein selbständig beweglicher Algentypus im Laufe seiner geschichtlichen Entwicklung daran gewöhnt, die eigene Assimilationstätigkeit aufzugeben und sich unter Verlust des Chorophyllapparates an eine saprophytische oder parasitische Lebensweise angepaßt, dann stehen wir vor einem Organismus, bei dem alle erwähnten pflanzlichen Kriterien versagen. Und trotzdem rechnen wir ihn heute zu den Pflanzen, weil der Vergleich seines Gesamtaufbaues die Verwandtschaft mit grünen Organismen nahelegt, an deren Pflanzennatur wir nicht zweifeln. Wie berechtigt wir zu diesem Vorgehen sind, und wie nahe „Pflanze" und „Tier" aneinanderrücken können, das zeigen am klarsten jene Fälle, in denen ein und dieselbe Art, ja ein und dasselbe Individuum sich selbständig und saprophytisch zu ernähren imstande ist. In diesem Falle gibt es dann den letzten Besitz seines Pflanzentums, den Chlorophyllapparat, mehr oder weniger auf und wird zum farblosen Saprophyten. So hat Zumstein gezeigt, daß die den Flagellaten zugehörige *Euglena gracilis*, welche sich normalerweise im Lichte auf Grund ihres Chlorophyllapparates selbständig ernährt, ohne weiteres zu saprophytischer Lebensweise genötigt werden kann. Sie bildet dann bei Lichtabschluß schon in 7—14 Tagen ihre Farbstoffträger bis auf kleine Leukoplasten zurück und wird vollkommen farblos. Die farblose Form wandelt sich im Lichte wieder in die grüne Form um und vertauscht die saprophytische mit selbständiger Ernährung. Wie plastisch dieser Organismus ist, geht daraus hervor, daß die saprophytische Form sowohl durch Verdunklung einer vorher im Lichte gehaltenen Kultur als durch Zugabe sehr reichlicher organischer Nahrung zu erzielen ist.

Auch die Fähigkeit der an bestimmte Organe gebundenen Reizempfindung und Reizleitung muß in einer Zeit, die uns den Nachweis pflanzlicher Sinnesorgane gebracht hat (Haberlandt 1901), aufhören, ein ausschließliches Kennzeichen tierischer Organisation zu sein. Heute wissen wir, daß die Pflanze nicht nur mit Reizbarkeit ausgestattet, sondern auch durch den Besitz eigener Sinnesorgane befähigt ist, Reize zu perzipieren und weiterzuleiten. In diesem Sinne sprechen wir daher mit Recht auch von einem Sinnesleben der Pflanze.

Chondriosomen.

In jüngster Zeit versuchte man sogar, zu zeigen, daß die grünen Chlorophyllkörner der höheren Pflanzen aus verschieden gestalteten, im Plasma eingeschlossenen Gebilden hervorgehen, welche mit den im Tierreich schon lange bekannten Chondriosomen identisch sein sollen (Lewitsky 1911). (S. Abbildungen auf S. 15 und 20 des von Strasburger redigierten Bandes II der Kultur der Gegenwart „Zellen- und Gewebelehre usw.": Botanischer Teil.) Diese Chondriosomen sind im Tierreich weit verbreitet und an der Bildung der verschiedensten zytologischen Differenzierungen mitbeteiligt. Daß es sich in den pflanzlichen Chondriosomen keineswegs bloß um durch die Technik der Präparation bedingte Kunstprodukte handelt, hat Lewitsky neuerdings dadurch erwiesen, daß es ihm gelang, dieselben auch in lebenden Zellen embryonaler Pflanzengewebe aufzufinden und sogar zu photographieren. Ihre große Empfindlichkeit gewissen als Fixierungsmittel häufig verwendeten chemischen Reagentien gegenüber ist der Grund, warum sie auf botanischem Gebiete so lange unbeachtet blieben. Über die Identität dieser Gebilde im Pflanzen- und Tierreich sowie über die Aufgabe, welche sie im Leben der Pflanzenzelle zu erfüllen haben, sind die Akten derzeit noch nicht geschlossen. Entwicklungsgeschichtliche Beziehungen derselben zu den Farbstoffbildnern (Chromatophoren) werden von einigen Autoren behauptet, von anderen ebenso entschieden geleugnet.

Flagellaten.

Je tiefer wir im Reiche des Lebens zu den Einzelligen hinabsteigen, um so mehr verlieren die Begriffe „Pflanze" und „Tier" ihre Berechtigung. Wir stehen schließlich im großen Formenkreis der sog. Flagellaten, einzelliger, durch den Besitz von Geißeln selbständig beweglicher Organismen mit wechselnder Ernährung, einem Formenkreis gegenüber, so recht geeignet, uns eine Vorstellung zu geben, wie die Vorfahren der heutigen „Pflanzen" und „Tiere" ausgesehen haben mögen. Diese flagellatenähnlichen Urorganismen haben in der Geschichte des Lebens unter kontinuierlicher Anpassung an zwei verschiedene Ernährungsarten in zwei mit der Zunahme der Organisationshöhe immer weiter divergierende Organismenreihen ausgestrahlt, deren scharf ausgeprägte Vertreter wir „Pflanze" und „Tier" nennen. Wie schwankend diese beiden Begriffe an der unteren Grenze des Systems noch immer sind, geht am klarsten aus der Tatsache hervor, daß eine ganze Reihe niederer Organismen selbst heute noch sowohl von Botanikern als auch Zoologen in ihr Forschungsgebiet einbezogen werden (Volvocaceen, Peridineen, viele Flagellaten).

Und so lautet der Wissenschaft letzter Schluß auch heute noch: **Pflanze und Tier sind zwei verschiedene Endformen des Lebens mit gleichem Anfang.**

WECHSELBEZIEHUNGEN ZWISCHEN PFLANZE UND TIER.

Von
Otto Porsch.

Die Abhängigkeit alles tierischen Lebens vom Leben der Pflanze als seiner direkten oder indirekten Nahrungsquelle, die Sicherung der Arterhaltung so zahlreicher Pflanzen durch bestimmte Tiere mußte notgedrungen zu einer Fülle von Wechselbeziehungen führen, die teils mehr oder weniger weitgehende Anpassungen der beiden Naturreiche aneinander, teils Schutzeinrichtungen gegeneinander sind. Wir sehen hier zunächst von den Fällen gesetzmäßiger, rein örtlicher Verbreitung vieler Tiere in Abhängigkeit von der Verbreitung ihrer Futterpflanzen ab; auch die durch gegenseitige Anpassung bedingte Abhängigkeit der meisten Blütenpflanzen von den die Bestäubung der Blüten und Verbreitung von Frucht und Samen vermittelnden Tieren soll hier nicht behandelt werden. Bezüglich dieser für die „Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur", um mit Hermann Müller zu sprechen, so bedeutungsvollen Tatsachen verweise ich auf den Artikel „Physiologie der Fortpflanzung" in Band III.

Schutzeinrichtungen. Schutz der Pflanze gegen Tierfraß überhaupt.

Hier interessiert uns zunächst die Frage, mit welchen Mitteln die Pflanze gegen tierische Gefräßigkeit in den Kampf getreten ist. Denn trotz ständiger Dezimierung durch pflanzenfressende Tiere hat sich eine Fülle der verschiedensten Pflanzenformen erhalten, der wir heute bewundernd gegenüberstehen. Dies ist nur möglich durch Ausbildung bestimmter Schutzeinrichtungen der Pflanzenwelt gegenüber der Tierwelt ihrer natürlichen Umgebung. Der Kampf der Pflanze mit dem Tier als ihrem Feinde möge uns daher zunächst beschäftigen. Wollen wir die Schutzeinrichtungen der Pflanze richtig verstehen, so müssen wir uns darüber im klaren sein, daß es sich nur um relative Schutzmittel handeln kann. Denn absolute Schutzmittel der Pflanze würden ja jedes tierische Leben überhaupt ausschließen. Es ist für die Pflanze vor allem notwendig, die Erhaltung ihrer Art gegen die in Betracht kommenden ausschlaggebenden tierischen Feinde ihres natürlichen Verbreitungsgebietes zu sichern.

Der Vielgestaltigkeit tierischer Organisation entsprechend, werden die pflanzlichen Schutzmittel gegen niedere und höhere Tiere zum Teil gleich, zum Teil verschieden sein. Unter den niederen Tieren gilt das ganze Arsenal ihrer Abwehrmittel vor allem der Weltmacht der Insekten, den gefräßigen

Schnecken u. a., unter den höheren Tieren den zahlreichen pflanzenfressenden Säugetieren. Bezüglich der allbekannten gröberen Schutzeinrichtungen, die in Form von Dornen, Stacheln, giftigen Milchsäften, Giften und Duftstoffen auch dem Laien sofort auffallen, dürfte wohl dieser kurze Hinweis genügen. Die Pflanzenwelt verfügt aber außerdem noch über eine ganze Welt raffinierter chemischer und mechanischer Schutzmittel, die erst ein tieferes Eindringen in ihren Organismus klargestellt hat. Über die Schutzeinrichtungen gegen die niedere Tierwelt haben uns namentlich die verdienstvollen Untersuchungen Stahls näher orientiert, welcher den Kampf der Pflanzen mit den Schnecken zum Gegenstand eingehender Studien gemacht hat.

Sowohl durch ihre Häufigkeit als auch ihre Gefräßigkeit können die Schnecken den Pflanzen sehr schaden. Nach Beobachtungen von Stahl verschlangen im Freien aufgelesene Exemplare der Nacktschnecke *Arion empiricorum* in den ersten 24 Stunden fast den vierten Teil ihres Körpergewichtes an Pflanzennahrung, und Yung sah Weinbergschnecken in drei Stunden den achten Teil ihres Körpergewichtes an Kohlblättern aufnehmen.

Schutz gegen Schneckenfraß.

Die chemischen Schutzmittel gegen Schneckenfraß laufen auf die Ausbildung bestimmter Stoffe hinaus, die den Tieren den Genuß der Pflanzen verleiden, wie vor allem Gerbstoff, Bitterstoffe, Oxalsäure, ätherische Öle. Mit einprozentiger Gerbstofflösung versetzte Scheiben der gelben Rübe, eines wegen seines Zuckergehaltes von den Schnecken sonst sehr begehrten Leckerbissens, waren noch nach zwei Tagen fast vollkommen unberührt. Ähnlich verhält es sich mit den übrigen genannten Stoffen. Auch die Verbreitung mechanisch nicht geschützter, aber an ätherischen Ölen reicher Pflanzen in heißen Trockengebieten, in denen jede wasserspendende Pflanze für Pflanzenfresser doppelt begehrenswert ist, steht damit wohl in Zusammenhang. Unter den mechanischen Schutzmitteln kommen zunächst scharfe Borstenhaare, Kieselhaare, verkieselte Oberhaut usw. in Betracht, die übrigens wie die Bitterstoffe meist auch gegen höhere Tiere, wie namentlich Weidevieh, wirksamen Schutz gewähren. Eine der raffiniertesten und grausamsten Waffen stellen jedoch die als „Raphiden" bezeichneten Kalknadeln dar. Diese aus oxalsaurem Kalke bestehenden, beiderseits scharf zugespitzten Nadeln treten zu Bündeln vereinigt, meist von einer Schleimhülle umgeben, in eigenen bestimmt geformten Zellen auf (s. Abbildung Bd. II, 1. Teil[1]), S. 37 u. 38). Diese grenzen mit Vorliebe an innere Lufträume und sind häufig an einem oder beiden Enden in eine sehr dünnwandige Papille ausgezogen. Wird eine derartige Raphidenzelle durch Anbeißen seitens der Tiere verletzt, so schießen die Kalknadeln, Pfeilen vergleichbar, in großer Zahl aus ihren Zellen und rufen zum mindesten einen lebhaft brennenden Schmerz oder schmerzhafte Entzündungen der Schleimhäute hervor. Die Verletzung durch den Biß des Tieres bedingt einen Wasseraustritt aus den verletzten Zellen. Sobald die Schleimhülle mit Wasser in Berührung kommt, quillt sie plötzlich auf und schleudert dadurch die Raphiden aus. Da die Raphidenzelle an

1) Die Hinweise hier und später betreffen den von Strasburger redigierten Teil 1 des Bandes „Zellen- und Gewebelehre" der Kultur der Gegenwart.

Lufträume grenzt, ist auch Raum zum Abschießen der Kalknadeln vorhanden. Die Verjüngung der Ausgangspforte verhindert, daß gleichzeitig sämtliche Geschosse abgeschleudert werden; so stehen für weitere Verletzungen noch Reservegeschosse zur Verfügung. Die Nadelform, Schleimhülle, Papille und Verjüngung sowie die Bevorzugung innerer Lufträume sprechen gegen die Annahme, daß es sich hier bloß um Depotstätten oxalsauren Kalkes handelt und für die Auffassung derselben als Schutzwaffe.

Die tatsächliche Wirkung dieser grausamen mikroskopischen Waffe geht aus folgendem Versuche Stahls hervor. Wird ein Blatt des bekannten Aronstabes (*Arum maculatum*), welches, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, sehr reich an Raphiden ist, einem hungrigen Kaninchen vorgelegt, so beißt das Tier in die ihm unbekannte, verlockend saftige Speise. Aber es läßt sofort wieder davon ab und macht allerlei vergebliche Anstrengungen, um sich des scharf brennenden Mundinhaltes zu entledigen. Erst nach mehreren Minuten hören die Würgbewegungen des aufgeregten Tieres auf. Auch Schnecken lassen die Blätter dieser Pflanze vollständig unangetastet trotz ihrer verlockend saftigen Beschaffenheit. Selbst nach mehrtägigem Fasten ließen sie dieselben gänzlich unberührt. Dagegen wurden mit verdünnter Salzsäure behandelte Blätter, in denen daher die Raphiden aufgelöst waren, sofort verzehrt.

Schutz gegen höhere Tiere.

Viel gefährlicher als die niedere Tierwelt können vielen Pflanzen die höheren Tiere werden, deren individuelles Nahrungsbedürfnis unverhältnismäßig größer ist. Dementsprechend zeigen sich manche Pflanzen gegen höhere Tiere vollkommen geschützt, während sie für bestimmte niedere Tiere sogar die Lieblingsnahrung abgeben. So die bekannte Brennessel, die wegen ihrer raffiniert gebauten Brennhaare vom Weidevieh verschmäht wird, trotzdem aber zahlreichen Insekten als Nahrung dient. Im Kampfe mit den höheren Tieren schützt sich die Pflanze zum Teil durch die bereits erwähnten Waffen, wie Stacheln, Bitterstoffe, Giftstoffe, Milchsäfte, ätherische Öle, Raphiden usw. Außerdem gelten gerade ihnen die Brennhaare, welche nach dem Prinzipe subkutaner Injektionsspritzen resp. der hohlen Giftzähne der Giftschlangen gebaut sind. Ihr Bauplan gipfelt meist darin, bei gleichzeitiger Vergrößerung der Ausflußöffnung für den Giftstoff (ein Eiweißgift) eine Spitze zur Erzeugung der Wunde zu schaffen. Als Modell für diese sinnreiche Waffe mag uns das Brennhaar unserer einheimischen großen Waldbrennessel (*Urtica dioica*) dienen (Fig. 1).

Das Brennhaar besteht hier aus einer einzigen großen Zelle, welche mit ihrem unteren blasig erweiterten Ende in einen Becher aus kleine Chlorophyllkörner enthaltenden Zellen eingesenkt ist. In der erweiterten Basis liegt der große Zellkern (*zk*). Die Haut der Haarzelle ist sehr spröde, was im oberen Teile des Haares durch Einlagerung von Kieselsäure, im unteren Teil durch Kalkeinlagerung bedingt wird. Der Giftstoff ist nach Haberlandt ein Eiweißgift. Das Interessanteste am Gesamtbau des Haares sind jedoch unstreitig die zweckmäßigen mechanischen Einrichtungen der Haarspitze. Diese endet nämlich in eine kleine köpfchenförmige Anschwellung (Fig. 1 rechts oben), die bei der geringsten Berührung sofort abbricht, wodurch die auf diesem Wege

geschaffene Spitze in die Schleimhaut des Tieres eindringen kann. Die Betrachtung der Seitenansicht des Köpfchens ergibt eine ungleichmäßige Verdickung seiner Membran. Auf der konvexen Seite ist unmittelbar über der schwachen halsartigen Einschnürung des Haarendes eine schmale verdünnte Stelle zu sehen, die sich von dem übrigen verdickten Teil des Köpfchens scharf abhebt (Fig. 1 rechts oben). Auf der Konkavseite bleibt die Wandung etwas tiefer ebenfalls merklich dünner, dann geht die Verdünnung allmählich in die stark verdickte untere Wandpartie des Haares über. Durch diesen zweckmäßigen Wandbau wird nicht nur das Abbrechen des Köpfchens erleichtert, sondern auch der durch das Abbrechen desselben erzielten Haarspitze eine für ihr Eindringen in den Tierkörper möglichst günstige Gestalt gegeben (Fig. 1 *ab*). Die schiefe Abbruchfläche bedingt eine scharfe, lanzettähnliche Spitze, gleichzeitig aber auch eine Vergrößerung der Ausflußöffnung für das Gift. Die Einfachheit und Zweckmäßigkeit dieser Art der Problemlösung lassen es begreiflich erscheinen, daß sich Pflanzen der verschiedensten, verwandtschaftlich weit getrennten Familien im Bau ihrer Brennhaare dieses Bauprinzips bedienen.

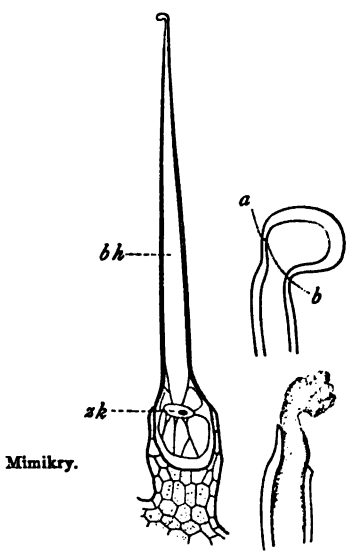


Fig. 1. Brennhaar der Brennnessel (Urtica). Links: ganzes Haar von Urtica urens. *bk* Haarzelle, *zk* Zellkern. Rechts oben: intaktes Haarköpfchen von Urtica dioica, stärker vergrößert. *ab* Abbruchlinie des Köpfchens. Darunter geöffnete Brennhaarspitze derselben Art. (Nach Haberlandt.)

Mimikry.

Auf viel friedlichere, aber darum nicht weniger raffinierte Weise schützen sich wieder andere Pflanzen gegen die Gefräßigkeit der höheren Tierwelt. Sie spielen gewissermaßen Verstecken, indem sie Gesteinstrümmern (z. B. *Mesembryanthemum calcareum*) oder etwa mit Flechten bewachsenen Felsstücken, Vogelexkrementen u. dgl. so ähnlich sehen, daß sie dadurch dem Auge der pflanzenfressenden Weidetiere leicht entgehen. Die Bedeutung dieses Schutzmittels fällt um so mehr ins Gewicht, als sie jeder anderen Waffe in Form von Dornen, Stacheln, giftigen Milchsäften usw. entbehren und daher gänzlich wehrlos auf Grund ihres aufgespeicherten Wasserreichtums in den wasserarmen Küstengebieten ihrer südafrikanischen Heimat den höheren Pflanzenfressern besonders begehrenswert erscheinen müssen.

Andere selbst wehrlose Pflanzen sind wieder dadurch gesichert, daß sie gegen Weidevieh wirksam geschützten Pflanzen täuschend ähnlich sehen. Derartige Fälle von Mimikry im Pflanzenreich sind im allgemeinen selten. So gibt Moore an, daß eine in Westaustralien auf Akazien schmarotzende *Loranthus*-Art (*Loranthus Quandang*) sich in Größe, Farbe und Gestalt ihrer Blätter so vollkommen mit den Blättern ihrer Wirtspflanze deckt, daß man sie selbst bei scharfem Zusehen für einen Teil der Wirtspflanze hält. Die Kamele verschmähen die Akazie vollständig; wenn ihnen dagegen der Schmarotzer allein geboten wird, so fressen sie ihn mit großer Gier. Ähnliche Fälle hat neuerdings v. Wettstein in Südbrasilien beobachtet, wo gewisse schmarotzende Mistel-

gewächse (Loranthaceen) in ihren Blättern den Blättern ihrer Wirtsbäume (gewissen Lorbeergewächsen) zum Verwechseln ähnlich sehen. In diesen Fällen ist aber noch zu berücksichtigen, daß an dem Zustandekommen der Ähnlichkeit der Bezug des Nahrungssaftes aus der Wirtspflanze physiologisch mitbeteiligt sein kann.

Schutz gegen Honigdiebe.

Die Pflanze hat aber nicht nur ihre vegetativen Organe gegen Pflanzenfresser, sondern auch häufig ihre Blüten gegen jene unberufenen tierischen Gäste zu schützen, welche ihr den Honig rauben, ohne ihr den Gegendienst der Bestäubung zu leisten. Hier gilt es vor allem die für die Bestäubung wenig oder bei hochgradig angepaßten Insektenblüten meist ganz ungeeigneten, dafür aber um so mehr honiglüsternen Ameisen von den Blüten fernzuhalten. Am besten sind in dieser Beziehung die Wasserpflanzen daran, deren Blüten, durch das umgebende Wasser allseits isoliert sind, wenn man auch hier von keiner Anpassung in dem genannten Sinne sprechen kann. Schwieriger können sich die Landpflanzen dieser ungebetenen Gäste erwehren. Sie tun dies auf sehr verschiedene Weise, je nachdem es sich darum handelt, aufkriechende oder anfliegende Insekten von den Blüten abzuhalten.

Ein sehr wirksames Abwehrmittel besteht darin, die Tiere einfach durch Leimspindeln festzukleben, bevor sie die Blütenregion überhaupt erreicht haben, in ähnlicher Weise wie die Gärtner die Obstbäume durch Leimringe gegen die aufkriechenden Frostspannerraupen schützen. Bekannte Beispiele hierfür sind die Pechnelke (*Viscaria vulgaris*) und das nickende Leimkraut (*Silene nutans*), deren Namen schon auf diese Schutzeinrichtungen anspielen. Die Oberhaut des beblätterten Stengels und der Spindel des Blütenstandes scheidet ringsum eine äußerst klebrige Masse aus, welche kleine aufkriechende Tiere festklebt. Die Schutzwirkung derselben in dem oben angedeuteten Sinne geht besonders klar daraus hervor, daß diese Leimringe gerade unter jenem Blattpaare beginnen, aus dessen Achseln blütentragende Zweige entspringen; an der Spindel des Blütenstandes zeigen sie die einzelnen Glieder meist nur in der oberen Hälfte, also in unmittelbarer Nähe der Blüten. Wie ausgiebig diese Leimringe als Schutz fungieren, zeigt die Tatsache, daß Kerner in einem bestimmten Falle über 60 kleine Insekten festgeklebt vorfand. Andere Pflanzen bilden wieder an den Blütenstielen und dem Kelch klebrige Drüsen aus, welche kleine, für die Bestäubung ungeeignete Insekten nötigen, noch vor dem Blüteneingange Halt zu machen (*Epimedium alpinum*, *Plumbago europaea* u. a.). Die honiglüsternen Ameisen werden vielfach wieder dadurch abgehalten, den Blütenhonig zu stehlen, daß ihnen der Honig bereits außerhalb der Blüten an der Basis der Blütendeckblätter in Tropfenform dargeboten wird, wie bei vielen Orchideen, oder in Honigbehältern an den Nebenblättchen, wie bei *Vicia sepium* (Zaunwicke), *Impatiens tricornis* u. a. Wenn auch in den letztgenannten Fällen die Ablenkung der Ameisen vom Bereiche der Blüte vielfach sichergestellt ist, wäre es doch verfrüht, aus dieser Tatsache allein solche „extraflorale Nektarien" bloß als Schutzanpassungen aufzufassen. Denn die Zuckerausscheidung könnte immerhin für den physiologischen Eigenhaushalt der Pflanze eine ganz andere

Hauptfunktion besitzen. Daß sich die intelligenten und honiglüsternen Ameisen dieselbe zunutze machen, ist nicht zu verwundern. Ebenso wurden glatte Wachsüberzüge an Blütenstielen und blütentragenden Zweigen, welche den Tieren das Aufkriechen wesentlich erschweren, sowie Milchreichtum, welcher bei der geringsten Verletzung durch die Krallen der Tiere den Austritt klebrigen Milchsaftes bedingt, als gleichsinnige Schutzanpassungen gedeutet. Die angeflogenen unberufenen Gäste werden entweder bereits am Blüteneingang durch ihnen entgegenstarrende, stechende oder klebrige Borsten abgehalten, oder sie werden zwar in die Blüte eingelassen, aber der Honig durch ihm vorgelagerte Dickichte aus Haaren, Fransen usw. unzugänglich gemacht.

Pflanzliche Tierparasiten. Insektivoren.

Hat die Pflanze vielfach gegen das Tier als gefährlichen Feind anzukämpfen, so wird umgekehrt auch sie vielen Tieren ein lebensgefährlicher Feind, wie die zahlreichen pflanzlichen Parasiten verschiedener Tiere und vor allem die bekannten Insektivoren, welche kleinere Tiere unter Vorspiegelung eines verlockenden Honigköders in raffiniert gebaute Verdauungsorgane locken, aus denen es kein Entrinnen mehr gibt, in denen sie bis auf Skelettreste verdaut werden. Dieselben seien hier bloß des Zusammenhanges wegen erwähnt. Bezüglich ihrer ebenso kompliziert sinnreichen als grausamen Anpassungen und ihrer interessanten Ernährungsverhältnisse verweise ich auf den Artikel über die Ernährung der Pflanzen in Bd. III.

Lebensgemeinschaften.

Der Selbsterhaltungstrieb zwingt Pflanze und Tier nicht immer einander in geharnischter Schutzwehr gegenüberzutreten; in zahlreichen Fällen betritt die Natur den friedlicheren Weg der Lebensgemeinschaft. Sie kettet zwei Lebewesen mehr oder weniger eng aneinander. Im Grade der gegenseitigen Förderung, Abhängigkeit und damit verbundenen Beeinflussung oder selbst Schädigung sind alle denkbaren Übergänge verwirklicht. Harmlosem Raumparasitismus stehen als Extreme innige Symbiose mit gegenseitiger Förderung oder krasser Parasitismus gegenüber, wie dies aus den folgenden Beispielen ersichtlich sein wird. Aus sachlichen Gründen empfiehlt es sich, zwischen Lebensgemeinschaften von Pflanze und Pflanze, Tier und Tier[1]) und Pflanze und Tier zu unterscheiden.

Gemeinschaft zwischen Pflanze und Pflanze. Raumparasitismus.

Das ursprünglichste Stadium stellen jene Fälle dar, in denen zwei Pflanzen regelmäßig miteinander vergesellschaftet vorkommen, wobei die eine der anderen bloß Obdach gewährt (Raumparasitismus). So leben gewisse Algen regelmäßig in den das Wasser festhaltenden Blattzellen der Torfmoose. Sie finden hier vor allem das für ihr Leben notwendige Wasser, ohne dem Moose eine uns bekannte Gegenleistung zu bieten. Sie können aber ebensogut auch außerhalb der Moosblätter selbständig leben. Inniger ist die Lebensgemeinschaft schon bei gewissen Blaualgen (*Anabaena Azollae*), welche sich stets nur in den Hohlräumen der oberen Blattlappen der moosähnlichen Farngattung *Azolla* vorfinden. Und zwar gilt dies für sämtliche geographisch weitverbreitete Arten der Gattung. Hier ist eine Gegenleistung der Alge, wenn auch nicht

1) Die Lebensgemeinschaften zwischen Tier und Tier bleiben hier unerörtert, da sie nicht in den Rahmen dieses Artikels fallen.

bekannt, so doch sehr wahrscheinlich. Dafür spricht die Tatsache, daß die Blatthöhlen regelmäßig mit Wasser gefüllt sind, mithin unmöglich der Luftatmung dienen können, und die Pflanze trotz konstanter Algenbesiedelung ausgezeichnet gedeiht.

In jüngster Zeit angestellte Untersuchungen machen es wahrscheinlich, daß *Azolla* befähigt ist, sich freien Stickstoff der Luft anzueignen, wobei die *Anabaena* die Assimilation desselben vermittelt (A. Oes 1913). Dasselbe gilt nach den jüngsten Untersuchungen v. Faber's für die in den Blättern verschiedener Tropenpflanzen (meist Rubiaceen) in knotigen Verdickungen lebenden Bakterien. — Diese Beispiele bilden den Übergang zu jenen Fällen regelmäßiger Vergesellschaftung, in denen wir von Leistung, Gegenleistung und gegenseitiger Abhängigkeit sicher sprechen können (Symbiose im engeren Sinne). Ebenso wie Leistung und Gegenleistung einander nicht immer die Wagschale halten, ebenso wechselnd ist der Grad der gegenseitigen Abhängigkeit.

Symbiose im engeren Sinn

Flechten.

Ein klassisches Beispiel hierfür bildet die bekannte Lebensgemeinschaft zwischen Alge und Pilz, die zu der als Flechte bezeichneten physiologischen Individualität geführt hat. Der Pilz sichert der Alge geschützte Lage, Wasser, anorganische Nährstoffe, in einigen Fällen auch Pepton, die Alge dem Pilz durch eigene Assimilationstätigkeit gewonnene organische Stoffe. So ermöglichen sich beide ihre Existenz selbst an Standorten, deren Besiedelung dem einzelnen allein vollkommen unmöglich wäre. Der Flechtenpilz kann ohne die Alge seinen Lebenszyklus nicht abschließen, wohl aber die Alge ohne den Pilz. Die Gesamtbilanz dieser Lebensvereinigung verschiebt sich stark zugunsten des Pilzes. Denn der Pilz kann sich im Zusammenleben mit der Alge normalgeschlechtlich fortpflanzen, die Alge hingegen nur durch Teilung vermehren. Die Pilzhyphen entnehmen überdies vielfach wie echte Parasiten manchen Algenzellen derartige Nährstoffmengen, daß diese zugrunde gehen. Andererseits gedeihen die Algen im Inneren des Pilzkörpers viel üppiger als außerhalb desselben. Die Innigkeit der physiologischen Wechselbeziehungen ergibt sich auch aus der Tatsache, daß zahlreiche ausschließlich für die Flechtenpilze nachgewiesene Flechtenstoffe nur bei Anwesenheit beider Komponenten erzeugt werden können. (Sicher nachgewiesen für das Parietin von Tobler 1909.)

In diesem Zusammenhange verdient erwähnt zu werden, daß die Form des Thallus zahlreicher Flechten auffallend stark an die Assimilationsorgane vieler Algen erinnert. Diese Ähnlichkeit dürfte kaum ein Zufall sein. Wie Reinke wohl mit Recht meint, handelt es sich hierbei um Anpassungen an das Licht, welche in erster Linie der grünen assimilierenden Alge, aber damit indirekt ebenso wieder dem Pilze zugute kommen. Diese Anpassungsfähigkeit an die Lichtausnützung im Dienste der Assimilation geht so weit, daß, wie Moeller für die Gattung *Cora* zeigte, sich die Flechte auf ihrer Unterlage annähernd horizontal ausbreitet, ihr Pilz jedoch, wenn er ohne die Flechte lebt, sich fast vertikal vom Substrat erhebt. Da an den *Cora*-Lagern oft große farblose Lappen vorkommen, so kann man beide Erscheinungen nicht selten sogar an demselben Individuum beobachten. Wie die Alge den Pilz physiologisch

umstimmt, um ihn zu dieser Lichtlage zu veranlassen, entzieht sich allerdings vorläufig noch vollkommen unserem Verständnisse.

Mykorrhiza. Wird schon bei den Flechten die Grenze zum Parasitismus überschritten, so ist dies noch mehr bei jenem merkwürdigen Zusammenleben zwischen Blütenpflanze und Pilz der Fall, das wir als Pilzwurzel oder Mykorrhiza bezeichnen. Bei der Mehrzahl unserer Waldbäume, bei Cycadeen, Crassulaceen, sämtlichen chlorophyllosen Fäulnisbewohnern und fast sämtlichen grünen Orchideen werden bestimmte Bodenwurzeln in ihrer Peripherie regelmäßig von einem Pilz besiedelt, dessen Hyphen entweder bloß zwischen den Wirtszellen verlaufen (ektotrophe Mykorrhiza) oder sogar in das Innere der Wurzelzellen eindringen (endotrophe M.). Im ersteren Falle ist die Lebensgemeinschaft im allgemeinen noch mehr ein gegenseitiges Geben, wenn auch über das Geschenk des Pilzes an die Blütenpflanze die Meinungen noch geteilt sind. Daß der Pilz von der Pflanze organische Stoffe bezieht, liegt auf der Hand. Ob aber der Hauptvorteil der Blütenpflanze in der Gewinnung von Stickstoff durch den Pilz (Frank), Nährsalzbeschaffung (Stahl) oder Wasserversorgung (W. Magnus) liegt, ist experimentell noch nicht einwandfrei klargestellt. Dies dürfte wohl auch von Fall zu Fall variieren. Der Vorteil der Pflanze aus ihrer Vergesellschaftung mit dem Pilz ist immerhin unverkennbar, und der Pilz hätte ohne Gegengeschenk auch nicht die geringste Veranlassung, die Pflanze regelmäßig zu besiedeln.

Schon bei ektotropher Mykorrhiza wurde (so beim Fichtenspargel, *Monotropa hypopitys*) gelegentliches Eindringen des Pilzes in die Oberhautzellen der Wurzel beobachtet. Derartige Fälle leiten zur endotrophen Mykorrhiza hinüber. Hier ist der Parasitismus bereits zum gegenseitigen „Arbeitsprogramm" geworden. Die Pilzhyphen dringen in das Innere der „Wirts"zellen ein — denn wir dürfen hier bereits von einem „Wirt" sprechen. Ein Teil derselben wird von der Pflanze geduldet, und sie gibt ihnen bestimmte Zellen, die sog. „Pilzwirtzellen", preis, denen der Pilz wie ein echter Parasit organische Stoffe entnimmt, sie dadurch mehr oder weniger schädigt, bisweilen sogar tötet. Die übrigen Pilzhyphen werden in anderen Zellen, den „Verdauungszellen", von der Wirtspflanze verdaut und deren organische Stoffe aufgenommen (Fig. 2). Ist die ektrotrophe Mykorrhiza mehr ein gegenseitiges Geben, so ist die endotrophe Mykorrhiza mehr ein gegenseitiges Nehmen zu beiderseitigem Vorteil, ein sozial geregelter, gegenseitiger Parasitismus.

Der Grad der Abhängigkeit der Pflanze vom Pilz ist in beiden Fällen sehr variabel. Während unsere Kiefer auch ohne Mykorrhiza gut gedeiht, ist bei den Orchideen das bloße Auskeimen der Samen, jedenfalls aber jede weitere Entwicklung ohne den Wurzelpilz vollkommen ausgeschlossen. Dem wenigzelligen, reservestoffarmen Orchideenembryo ersetzt der Wurzelpilz das ihm fehlende Nährgewebe. Die grüne Pflanze hat es verstanden, sich einen Pilz, der ursprünglich ihren Bodenwurzeln vielleicht als Parasit bloß feindlich gegenüberstand, für ihre eigene Ernährung nutzbar zu machen. Die Erkenntnis der Intimität dieser Symbiose durch Bernard und Burgeff wurde auch

zum Ausgangspunkte für die Schaffung neuer, praktisch erfolgreicher Methoden der Orchideenzucht aus Samen.

Bakterienknöllchen der Leguminosen.

Ein ganz ähnliches symbiotisches Verhältnis liegt vor in den bekannten Bakterienknöllchen der Leguminosen, welche in dem Abschnitt über Ernährungsphysiologie (Bd. III) näher besprochen sind.

Lebensgemeinschaft zwischen Pflanze und Tier. Raumparasitismus.

Der erschwerte Daseinskampf hat nicht nur Pflanze und Pflanze, sondern auch Tier und Pflanze symbiotisch vereinigt. Auch hier finden sich alle Stadien von bloßem Raumparasitismus über mehr oder weniger lose Vereinigung bis zu inniger, echter Symbiose. So leben eine grüne und violette Alge (*Trichophilus* und *Cyanoderma*) regelmäßig in der Belegschicht der Haare des Faultieres und verleihen den Haaren einen grünlichen Ton. Auch auf Süßwasserschlangen, Schildkröten und Wasserschnecken wurden Algen angetroffen. In allen diesen Fällen liegt weder Schmarotzertum noch Symbiose, sondern bloß Raumparasitismus vor. Sie machen uns aber wieder andere Fälle verständlich, die unserer Phantasie wenigstens einen denkbaren Weg zeigen, den die Natur bei der geschichtlichen Entwicklung bestimmter Symbiosen eingeschlagen haben kann.

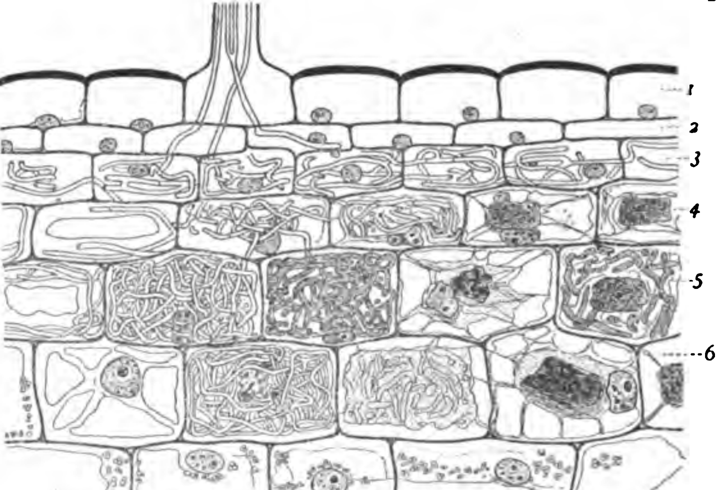


Fig. 2. Endotrophe Mykorrhiza der Wurzelrinde einer Orchidee (Platanthera chlorantha). Schematische Darstellung eines Längsschnittes. *1* Oberhaut (Epidermis) mit Wurzelhaar, *2* subepidermale Schicht, *3* Pilzwirtzellschicht, *4—6* Pilzverdauungszellschichten. Aus der Pilzwirtzellschicht wachsen Hyphen durch die Zelle des Wurzelhaares nach außen. In den Verdauungszellschichten sind alle Stadien der Verdauung des Pilzmyzels zu sehen. Der Zellkern ist hierbei aktiv beteiligt und durchwandert amöbenartig die Zelle. (Nach Burgeff.)

Einen besonders instruktiven Fall dieser Art hat neuerdings Kammerer beschrieben. In einem zu bestimmten Zeiten regelmäßig als Waschbecken benützten kleinen Wiesentümpel waren sämtliche Libellenlarven einer bestimmten Art (*Aeschna cyanea*) dicht mit einem grünen Rasen einer Fadenalge (*Oedogonium undulatum*) bewachsen. Der Algenrasen überzog die ganze Oberseite des Körpers mit Ausschluß der Augen und Mundwerkzeuge, weniger die Unterseite (Fig. 3). Die reiche Sauerstoffausscheidung der Grünalge in der Aftergegend des Tieres, in der die Tracheenkiemen liegen, noch durch reichliche Düngung begünstigt, bedeutet für das Tier eine wesentliche Unterstützung der Atmung. Überdies werden dadurch bestimmte gefährliche pflanzliche Schmarotzer wie die Saprolegniaceen, welche keine intensive Sauerstoffatmosphäre vertragen, wirksam abgehalten. Schließlich entgeht das Tier unter dem

grünenden Algenwalde leichter den Blicken seiner Verfolger und seiner Beute. Die Alge wieder lebt unter idealen Assimilationsbedingungen. Denn das atmende Tier ist, solange es lebt, eine nie versiegende Kohlensäurequelle. Durch die Ortsveränderungen des Tieres kommt sie in immer neue Nährmedien, findet in dessen Exkrementen überdies Nahrung, auf seinem Rücken bequeme Anheftungspunkte und gleichzeitig Schutz gegen algenfressende Tiere. Die genannten gegenseitigen Vorteile konnten fast sämtlich durch den Versuch bestätigt werden.

Besonderes Interesse verdient noch das Zustandekommen dieser Vereinigung. Die Benützung des genannten Tümpels als Waschbecken mit Beginn der Kursaison bedeutete für die Fauna und Flora desselben eine schwere Schädigung ihres Lebensmilieus durch Verunreinigung mit Seifenwasser und ständige Beunruhigung. Letztere nötigte die Larven öfter, in den Algenbeständen, die sich im Frühjahr unter günstigen Bedingungen angesiedelt hatten, ihre Zuflucht zu suchen. Bei dem häufigen Hindurchkriechen bleiben Algenfäden oder Sporen am Tierkörper leicht haften. Der Anstoß zur Algenbesiedelung ist damit gegeben. Die durch Vereinigung mit dem Tier gesteigerte Assimilation führt in kurzer Zeit zur Bildung eines dichten Algenrasens auf dem Rücken des Tieres. Damit sind aber auch zugleich die Bedingungen für die Entwicklung und Befestigung einer Lebensgemeinschaft mit beiderseitigem Vorteil geschaffen.

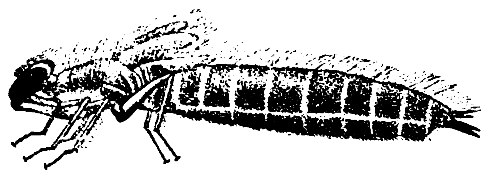


Fig. 3. Larve von Aeschna cyanea mit Oedogonium undulatum bewachsen, in natürlicher Größe. Die Figur stellt ein Stadium bald nach einer Häutung dar. Der Algenrasen hat noch nicht seine volle Höhe erreicht. (Nach KAMMERER.)

Symbiose zwischen niederen Tieren und Algen.

Wenn auch die gegenseitige Förderung durch das Zusammenleben hier klar auf der Hand liegt, so haben doch beide Komponenten ihre Selbständigkeit nicht aufgegeben. Viel weiter geht die gegenseitige Abhängigkeit bei den symbiotischen Ernährungsgenossenschaften zwischen niederen Tieren und Algen. Bestimmte einzellige grüne oder gelbe Algen (Zoochlorellen resp. Zooxanthellen) leben regelmäßig im Körper verschiedener niederer Tiere, Amöben, Radiolarien, Coelenteraten usw. und verleihen dem Tierkörper eine grüne resp. gelbe Färbung.

Diese Art der Symbiose ist schon seit lange für den grünen Süßwasserpolypen (*Hydra viridis*) bekannt. Hier ist sie sogar in eigentümlicher Weise fixiert. Die grünen Algenzellen, welche sich durch den Besitz einer Zellulosemembran, eines Kernes und grüner Farbstoffträger als echte Algen erweisen, leben regelmäßig in der Außenhälfte der Entodermzellen des Polypen, welche die Innenschicht seines schlauchförmigen Körpers bilden. Infektion des Polypen durch die Alge von außen ist nicht bekannt. Sie ist auch überflüssig, denn die Alge wandert sowohl bei Vermehrung durch Knospung in das Tochterindividuum als bei geschlechtlicher Fortpflanzung durch die Stützlamelle hindurch direkt in die Eizelle. So bringt jeder junge Polyp seinen grünen Lebensgenossen bereits mit auf die Welt. Wenn auch auf die Frage nach Leistung und Gegenlei-

stung die Antwort noch nicht genau feststeht, so ist doch folgendes sicher. Die Alge ist für die Hydra eine ausgiebige Sauerstoffquelle, die es dem Tier ermöglicht, in sauerstoffarmem oder an Kohlensäure und anderen schädlichen Gasen reichem Wasser zu leben, wo es ohne sie unbedingt zugrunde gehen müßte. Die Behauptung, daß der Polyp regelmäßig auch Algenzellen verzehrt, wird neuerdings durch den Nachweis von dessen Unfähigkeit, vegetabilische Stoffe zu verdauen, widerlegt (Hadži 1906).

Aus dem Hydraleib isolierte Algen sterben ab; die Polypen können aber ohne die Alge bei Fütterung weiterleben und vermehren sich dann durch Knospung (Whitney 1907). Andererseits fand Weismann im Gegensatz zu Graff, daß grüne Hydren im reinen Wasser ohne jede feste Nahrung monatelang ausgezeichnet gedeihen und sich auch fortpflanzen. Die Alge findet ihrerseits im Hydraleib Schutz vor Feinden und Austrocknung. Die charakteristischsten Züge dieser Lebensgemeinschaft sind demnach die gänzliche Abhängigkeit der Alge, welche außerhalb des Tieres noch nicht sicher nachgewiesen ist, und ihre Übertragung bei der Fortpflanzung.

Noch weiter geht die Abhängigkeit von der Alge bei *Amoeba viridis*, welche Gruber volle sieben Jahre in reinem Wasser ohne jede Spur irgendwelcher Nahrung weiterzüchten konnte, wobei sie sich noch lebhaft vermehrte. Ihre völlige Abhängigkeit von der Assimilationstätigkeit der Alge geht daraus hervor, daß sie, in die Dunkelheit gebracht, regelmäßig zugrunde ging. Am höchsten ist die gegenseitige Abhängigkeit bei einem Strudelwurm (*Convoluta roscoffensis*) gediehen, dessen symbiotisch mit ihm vereinigte Alge keine Zellulosehaut hat, mit dem Tode ihres Lebensgenossen ebenfalls abstirbt und ihn dank ihrer Gegenleistung befähigt, im Lichte selbst vier bis fünf Wochen zu hungern.

Pflanzen und Ameisen.

In den genannten Fällen fesselt das Tier bestimmte niedere Pflanzen an seinen Körper und zieht aus dieser Lebensgemeinschaft Nutzen für seine Ernährung. Es gibt aber zahlreiche andere Fälle regelmäßiger inniger Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und bestimmten Tieren, und zwar in erster Linie von Pflanzen und Ameisen, welche ältere Beobachter unter dem ersten gewaltigen Eindrucke dieser namentlich in den Tropen hochentwickelten Lebensgemeinschaften begreiflicherweise mit einer gewissen Romantik umgaben. Man glaubte nämlich, direkte Schutz- und Trutzbündnisse zwischen Tier und Pflanze zu sehen. Die Bezeichnungen „Ameisenpflanzen" und „Pflanzenameisen" sind der klare sprachliche Ausdruck dieser Auffassung. Neuere an Ort und Stelle angestellte Untersuchungen haben es aber sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Pflanze hierbei meist wohl mehr der gebende, das Tier dagegen der mehr oder bloß nehmende Teil ist.

Ich beginne mit einem Spezialfalle, bei dem man ohne weiteres zwar von gegenseitigen Vorteilen sprechen kann, ohne damit aber sagen zu müssen, daß diese Vorteile unbedingt nur das Ergebnis gegenseitiger direkter Anpassung sein können.

Eine Reihe einheimischer im Bereiche der Blütenregion wenig oder gar nicht geschützter Kompositen (*Centaurea*, *Jurinea*-Arten) scheiden an den

Köpfchenschuppen aus eigenen Honigdrüsen Honig ab. Der verlockende Nektar veranlaßt bestimmte Ameisen zu regelmäßigem Besuch der Blütenköpfchen. Schon die bloße Anwesenheit der wehrhaften Ameisen soll andere Schädlinge vom Besuche der Pflanze abhalten, noch mehr aber ihr aggressives Benehmen gegen jeden Ankömmling. Hiervon konnte sich v. Wettstein durch Versuche überzeugen. Nähert man den Blütenköpfchen an Fäden befestigte Käfer, so verteidigen die Ameisen sofort kampfbereit und erfolgreich ihre Futterplätze. Andere Versuche desselben Autors, in denen die Ameisen von einem Teil der Köpfchen künstlich ferngehalten wurden, zeigten, daß von den mit Ameisen besetzten Blütenköpfchen 90 Prozent normal entwickelt blieben, während 34 Prozent der Köpfchen ohne Ameisen von schädigenden Insekten verletzt waren, also nur 66 % sich völlig entwickeln konnten.

Ein weiteres Beispiel, bei dem nicht nur die gegenseitigen Vorteile, sondern auch die Beeinflussung eines der beiden Beteiligten klar auf der Hand liegt, bieten uns die neuesten von Ule näher studierten Blumengärten der südamerikanischen Ameisen.

Ameisengärten.

Im Amazonasgebiete fallen dem Reisenden auf Bäumen und Sträuchern eigentümliche bis kopfgroße Ameisennester auf, welche von blühenden Pflanzen durchwachsen und überwuchert sind. Die Besiedelung dieser Nester mit Blumen ist keineswegs dem Zufall überlassen, sondern vollkommen das Werk der Ameisen selbst. Die Tiere wählen ausschließlich beerenfrüchtige Pflanzen aus, deren Samen sie in ihren Nestern anbauen und denen sie durch Herbeitragen von Erde ein günstiges Keimbett schaffen. Das dichte Wurzelgeflecht der Pflanzen bietet den Tieren einen festen Halt für ihr Nest, was in Anbetracht der im Gebiete herrschenden heftigen Regengüsse für die Ameisen von großem Vorteil ist. Die Tiere suchen sich auch nur solche Pflanzen aus, welchen die Fähigkeit reicher Bewurzelung zukommt. Die Pflanzen finden ihrerseits in den Ameisengärten sehr günstige Lebensbedingungen. Denn abgesehen davon, daß sie von den Ameisen reichlich mit Erde versorgt werden, begünstigt der poröse Bau der Nester das Ansammeln von Regenwasser, und durch die Exkremente der Tiere werden ihnen auch stickstoffhaltige Nährstoffe geboten. Sie zeigen auch ein außerordentlich üppiges Wachstum. Das Interessanteste an dieser Lebensgemeinschaft ist aber, daß die meisten Pflanzenarten dieser Blumengärten außerhalb der Ameisengärten überhaupt nicht vorkommen oder durch verwandte Formen vertreten sind, von denen sie sich durch bestimmte Merkmale konstant unterscheiden. Die Ameisen sind also hier direkt zu Blumenzüchtern geworden. Die jahrtausendlange Einwirkung des Milieus, welches die Ameisen ihren Gartenpflanzen schufen, hat diese vollkommen verändert. Die Ameisen verteidigen aber auch ihre Nester und damit ihre Blumengärten gegen jeden Angriff mit schmerzhaften Bissen. Der beherrschende Teil in dieser Lebensgemeinschaft ist demnach die Ameise; sie schafft, wenn auch nur im ureigensten Interesse, ihren schutzbefohlenen Gartenpflanzen die denkbar günstigsten Daseinsbedingungen und läßt ihnen in jeder Beziehung vollste Entwicklungsfreiheit und überdies ihren Schutz angedeihen.

„Myrmekophilie.“

Noch weiter geht die Beherrschung oder richtiger gesagt Ausbeutung der Pflanze durch die Ameisen bei den sog. „Ameisenpflanzen“ (Myrmekophyten). Man bezeichnet schon seit langem mit diesem Namen zahlreiche Tropengewächse der alten und neuen Welt, weil sie regelmäßig von häufig, aber keineswegs immer bissigen Ameisen bewohnt resp. verteidigt werden. Diese leben in den Höhlungen knollig angeschwollener Stengel (*Cordia nodosa*), welche in manchen Fällen beträchtliche Dimensionen annehmen und von labyrinthartigen Gängen durchsetzt sind wie bei *Myrmecodia*- und *Hydnophytum*-Arten, deren regelmäßige Ameisenbesiedelung schon den ältesten Beobachtern auffiel. Bei *Myrmecodia* ist der dickkeulig erweiterte Stengelteil außen überdies noch mit weichen Stacheln ausgerüstet (Fig. 4). In anderen Fällen dienen den Ameisen blasige Auftreibungen an der Basis der Laubblätter als Wohnstätte, wie bei zahlreichen Melastomaceen und Rubiaceen (*Tococa, Duroia* usw.). In allen diesen Fällen bieten, soweit bekannt, die Pflanzen den Ameisen vor der Fruchtreife bloß Unterkunft. Sie müssen sich daher ihre Nahrung außerhalb der Pflanze suchen. Ein Schutz- und Trutzbündnis zwischen Pflanze und Ameise setzt aber auch die regelmäßige Verköstigung der „Schutzgarde“ an der Pflanze voraus, welche die Ameisen an ihr Ameisenhotel fesselt. Diese Bedingung ist bei einigen *Acacia*-Arten erfüllt, welche den Ameisen in aufgeblasenen hohlen Stacheln (umgebildeten Nebenblättern) nicht bloß Unterkunft (Fig. 5A) sichern, sondern ihnen in nährstoffreichen Körperchen, nach ihrem Entdecker Beltsche Körperchen genannt, an der Spitze ihrer Fiederblättchen überdies ständige Nahrung bieten (Fig. 5B). Noch freigebiger ist der berühmte südamerikanische Armleuchterbaum, die Imbauba der Brasilianer

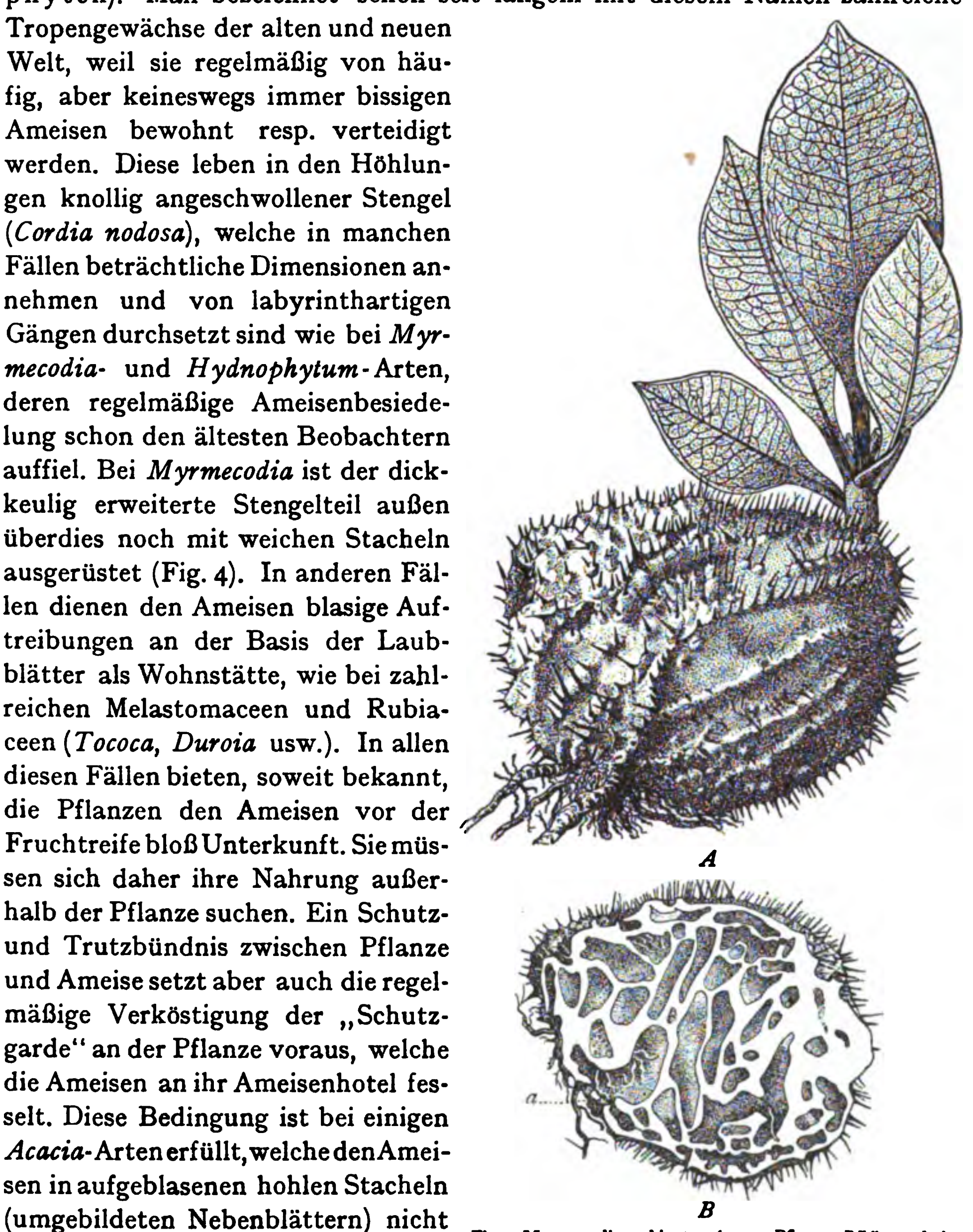


Fig. 4. Myrmecodia echinata. *A* ganze Pflanze, *B* Längsschnitt durch den Stammknollen. *a* Eingang in die inneren Hohlräume desselben. Verkleinert. (Nach v. WETTSTEIN.)

(*Cecropia adenopus* und andere Arten). Er bietet den Ameisen in seinen zahlreichen hohlen Stammgliedern nicht bloß sichere Wohnräume, sondern in eigenen Haarpolstern an der Basis der Blattstiele in Form stecknadelgroßer, äußerst nährstoffreicher Körperchen, der sog. Müllerschen Körperchen (nach ihrem Entdecker Fritz Müller), ein ausgezeichnetes Ameisenfutter, welches die Pflanze immer wieder von neuem erzeugt (Fig. 6—7). Außerdem gibt die Pflanze zur Zeit der Fruchtreife in ihren süßen feigenähnlichen Früchten und das ganze Jahr hindurch im saftigen Marke der jungen Stengelglieder den Ameisen weitere Nahrung. Da jedoch der Baum zweihäusig ist, und die Ameisen männliche und weibliche Bäume in gleichem Maße besiedeln, ist die Be-

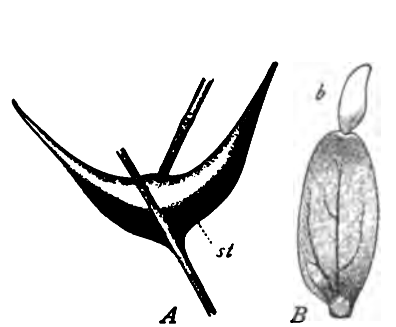


Fig. 5. Acacia sphaerocephala. *A* Blattbasis mit Nebenblattdornen (*st*). *B* ein Blattfiederchen mit einem BELTschen Körperchen (*b*). (Nach v. WETTSTEIN.)



Fig. 6. Blattstielpolster des Armleuchterbaumes mit MÜLLERschen Körperchen. (Nach SCHIMPER.)

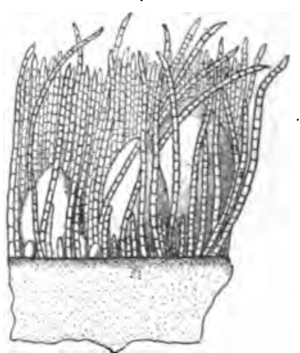


Fig. 7. Teil des Haarpolsters mit den MÜLLERschen Körperchen, stärker vergrößert. (Nach SCHIMPER.)

deutung der Feigennahrung nicht so hoch zu veranschlagen. Angesichts dieser Tatsachen ist es keineswegs zu verwundern, daß das Verhältnis des Armleuchterbaumes zu seiner „Schutzameise" (*Azteca Mülleri*) älteren Beobachtern, allen voran dem um die Erforschung dieser Frage hochverdienten Schimper, geradezu als ein Paradestück eines „Schutz- und Trutzbündnisses" zwischen Tier und Pflanze erscheinen mußte. Die Verteidigung durch die Schutzameise schien gegen die durch ihre Verwüstungen gefürchteten Blattschneiderameisen (*Atta*-Arten) gerichtet zu sein. Diese schneiden mit ihren scherenartigen Kiefern große Blattstücke aus den Blättern der verschiedensten Bäume heraus, um sie als Dünger für ihre Pilzgärten zu verwenden. Wie später gezeigt werden wird, gelten diese Pilzgärten der Blattschneiderameisen der Kultur eines Pilznahrungsmittels, welches namentlich für die Aufzucht der jungen Brut sehr wichtig ist. Dazu kommt noch, daß den „Schutzameisen" sogar das Eindringen in ihre Wohnkammern dadurch erleichtert wird, daß sich am oberen Ende der Stammglieder außen je eine muldenförmige Vertiefung vorfindet, in welcher das Gewebe weicher ist als im übrigen Teile der Kammerwand (Fig. 8). Im Gewebe dieser Mulde fehlen nämlich jene dickwandigen und widerstandsfähigen mechanischen Zellelemente, welche dem hohlen Stamme seine Biegungsfestigkeit verleihen. Tatsache ist, daß die „Schutzameisen" diese augenscheinlich für sie präformierten Eintrittsstellen durchbeißen und so in das Innere der Kammern gelangen, wo sie ihre Eier ablegen und ihre Brut

aufziehen. Die Beweiskette schien geschlossen. Der Armleuchterbaum hält sich die *Azteca* als Schutztruppe gegen die gefürchtete Blattschneiderameise (*Atta*), und um sie wie einen bissigen Köter an das ihr schutzbefohlene Haus zu fesseln, gibt er ihr nicht nur Wohnräume mit vorgebildeten Eingangspforten, sondern auch ständige Kost in Form der „Müllerschen Körperchen".

Nach neueren mit mehr Nüchternheit an Ort und Stelle angestellten Untersuchungen von Ule, v. Ihering und Fiebrig erscheint jedoch diese romantische „Symbiose" in ganz anderem Lichte. Die Beobachtungen der genannten Forscher erstrecken sich sowohl auf ameisenfreie als auf ameisenführende *Cecropia*-Arten, unter letzteren auch auf die durch Fritz Müller und Schimper berühmt gewordene Imbauba.

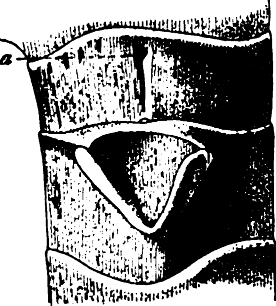


Fig 8. Teil eines Stammstückes des Armleuchterbaumes mit dem von den Ameisen zur Schaffung der Eingangspforte benützten Grübchen *a*; darunter die Blattstielnarbe eines bereits abgefallenen Blattes. (Nach SCHIMPER.)

Vor allem hat sich gezeigt, daß die als so gefährlich für *Cecropia* bezeichneten Blattschneiderameisen an den Lieblingsstandorten der *Cecropia* meist überhaupt gar nicht vorkommen. Denn der Armleuchterbaum bevorzugt den wasserhaltigen Boden des Überschwemmungsgebietes, welcher für die Blattschneiderameisen deshalb nicht in Betracht kommen kann, weil ihre unterirdischen Nestbauten an diesen Orten zur Überschwemmungszeit regelmäßig unter Wasser gesetzt würden. Aber selbst dort, wo sich beide ausnahmsweise an denselben Orten vorfinden, haben die Blattschneider für die frischen Blätter des Baumes meist überhaupt kein Interesse, sondern schneiden höchstens vom Baum losgelöste welke Blätter. Tatsache ist, daß nicht nur die stets ameisenfreien jungen Bäumchen der ameisenführenden Arten, sondern auch die stets ameisenfrei verbleibenden Arten wie *C. hololeuca* von Blattschneidern vollkommen verschont bleiben. Der Armleuchterbaum braucht also überhaupt keinen Schutz gegen die Blattschneiderameisen. Viel notwendiger wäre ihm dagegen eine Schutzameise gegen die zahlreichen Käfer und Schmetterlinge, deren Larven seine Blätter verwüsten, und gegen das Faultier, welches dieselben mit Vorliebe frißt. Auch die Wanderheuschrecken fressen nach Fiebrig manchmal in wenigen Minuten ganze Baumgruppen der ameisenführenden *C. peltata* fast vollkommen kahl. Allen diesen wahrhaften Verwüstern steht die sog. „Schutzameise" meist vollkommen gleichgültig gegenüber; ja sie gibt den parasitischen Insekten manchmal sogar einen Teil ihrer Behausungen preis. Sie betrachtet überhaupt bloß diejenigen Besucher des Baumes als ihre Feinde, welche ihr für ihr Nest direkt gefährlich scheinen, wobei sie zwischen den Blattschneidern und anderen Ameisen oder sonstigen Feinden keinen Unterschied macht. So teilt Fiebrig mit, daß man auf die stets von der „Schutzameise" bewohnte *C. peltata* ruhig hinaufklettern kann, ohne von den Ameisen behelligt zu werden. Sie werden bloß dann sehr bissig, wenn man den Baum fällt oder einen Zweig spaltet.

Wird auch durch diese unzweideutigen Beobachtungen in der Heimat

der Pflanze die Auffassung der Ameisenbesiedelung als Züchtung einer Schutztruppe vollkommen hinfällig, so bleiben immer noch die präformierten Eingangspforten Diaphragmen) und die Haarpolster mit den Müllerschen Körperchen zu erklären. Denn gerade diese beiden anatomischen Differenzierungen müssen auf den ersten Blick um so mehr als zweckmäßige Anpassungen an die Ameisen erscheinen, als sie den stets ameisenfreien Cecropien fehlen. Die Entstehung der Diaphragmen hat bereits Schimper richtig als durch den Druck der Achselknospe auf das Stengelglied bewirkt erkannt. Aus demselben Grunde fehlen hier wohl auch die mechanischen Elemente und die Milchgefäße, welche während der Entwicklung des jungen Stengels wahrscheinlich durch den Druck seitlich verlagert werden. Daß die Ameisen diese Stellen als Eingangspforten bevorzugen, ist bei dem Mangel an Milchgefäßen an diesen Stellen begreiflich.

Die einzige Schwierigkeit bereitet mithin bloß die Erklärung der Entstehung der Haarpolster mit den Müllerschen Körperchen. Aber auch diese beiden Gebilde stehen im Pflanzenreiche nicht so isoliert da, als es auf den ersten Blick scheint. Wir brauchen bloß an die zahlreichen Gallenbildungen zu denken, welch ein unendlicher Formenmannigfaltigkeit durch Insektenstiche entstehen und die Wirtpflanze dazu veranlassen, für die wachsende Larve des Schmarotzers nicht nur die Behausung, sondern auch die Nahrung zu liefern. Bei zahlreichen Gallen entstehen ganz ähnliche feine Haarfilze, ja manche bilden in ihrem Inneren sogar direkt Nährhaare als Futter für den Parasiten. Wenn wir weiter bedenken, wie meisterhaft es die pilzzüchtenden Ameisen verstehen, das Pilzmyzel ihres Nahrungspilzes durch aktive Beeinflussung dazu zu zwingen, unter gänzlicher Veränderung seines Baues und Zellinhaltes sich sozusagen in vegetabilisches Ameisenfutter umzuwandeln, dann scheint wohl die Vermutung naheliegend, auch die Haarpolster und Müllerschen Körperchen als ein Produkt der parasitischen Ameise zu betrachten. Durch jahrtausendelange Beeinflussung der Pflanze hat ihr die intelligente Ameise dieses Ameisenfutter abgerungen.

Dieser Gedanke hat sich auch allen jenen neueren Beobachtern aufgedrängt, welche den Tatbestand an Ort und Stelle studieren konnten (Ule, Buscalioni, Huber, v. Ihering). Zur Bekräftigung desselben sei auf eine wertvolle Beobachtung hingewiesen, welche wir v. Ihering verdanken. Wie schon Fritz Müller wußte, bildet sich an der Innenseite der Bohrstelle der vom befruchteten Weibchen bezogenen ersten Kammer eine Wucherung aus nährstoffreichem Gewebe, welche dem Tier als Futter dient. Diese durch die Ameise hervorgerufene Wucherung konnte v. Ihering in sehr ähnlicher Ausbildung experimentell dadurch erzeugen, daß er an dieser Stelle bei jungen Imbaubabäumchen mit einer Injektionsspritze eine durch Zerreiben von 100 Köpfen der Ameise gewonnene, wässerige Speichellösung einspritzte. Gewöhnliche Nadelstiche oder Einträufeln von Klapperschlangengift blieben erfolglos. Wenn auch die künstliche Erzeugung der Haarpolster und Müllerschen Körperchen derzeit noch nicht gelungen ist, so spricht jedenfalls dieser Befund deutlich zugunsten der Auffassung dieser Gebilde als durch dauernde Beein-

flussung der Pflanze seitens der Ameisen bedingte gallenähnliche Wucherungen. Dasselbe dürfte auch für die hohlen Stacheln und die Beltschen Körperchen der oben erwähnten sog. „myrmekophilen" Akazien gelten.

Bezüglich der geschichtlichen Entstehung dieser interessanten Wechselbeziehungen haben sich die meisten neueren Autoren der Auffassung von Buscalioni und Huber angeschlossen, derzufolge die durch die regelmäßigen Überschwemmungen bedingte zeitweise Flucht der Ameisen auf die Bäume des Überschwemmungsgebietes hierzu wohl die erste Veranlassung war. Tatsache ist, daß die meisten sog. „Ameisenpflanzen" gerade im Überschwemmungsgebiete der großen südamerikanischen Ströme, vor allem des Amazonas, das Maximum ihrer Verbreitung aufweisen.

Aber auch die oben erwähnten, mit labyrinthartigen Gängen ausgestatteten mächtigen Stammknollen von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* verlieren im Lichte neuerer Untersuchungen ihre „symbiotische" Romantik. Die regelmäßige Besiedelung durch Ameisen, deren Waffen übrigens nach Haberlandt sehr harmlos sind, veranlaßte ältere Beobachter wie Beccari, in den Knollen und Gängen das Werk der „Schutzameise" zu erblicken, die der Pflanze als Gegenleistung ihren Schutz bietet. Obwohl die späteren Untersuchungen von Treub, Karsten, Haberlandt, Rettig noch nicht als abgeschlossen gelten können, haben sie doch sicher ergeben, daß die Entstehung der Knollen mit ihren Galerien ohne die Ameisen erfolgt und die Pflanzen auch ohne die Ameisen ausgezeichnet gedeihen. Die Galerien mit ihren lentizellenähnlichen Organen, welche Treub als Durchlüftungseinrichtungen auffaßt, erscheinen nach Karsten und Rettig als wasserabsorbierende und -festhaltende Speicherorgane, wobei die inneren Lufträume auch als Isolatoren gegen zu intensive Erhitzung durch die Sonnenbestrahlung fungieren dürften. Tatsache ist, daß diese Pflanzen exquisit trockene, den glühendsten Sonnenstrahlen ausgesetzte Standorte bevorzugen und wie Rettig zeigte, durch ausschließliche Versorgung ihrer schwammigen Knollen mit Wasser bei Trockenhaltung der Wurzeln monatelang ausgezeichnet gedeihen. Hier macht sich also die Ameise als Raumparasit Einrichtungen zunutze, welche sich die Pflanze für ihren physiologischen Eigenhaushalt erworben hat. Ob es sich auch in jenen Fällen, wo die Ameisen regelmäßig blasenförmige Anschwellungen von Laubblättern besiedeln, um Anpassungen der Pflanze für eigene physiologische Zwecke oder wirklich um „myrmekophile" Anpassungen handelt, bleibt noch zu klären.

In allen näher untersuchten Fällen erscheint die Ameise als Parasit, ohne den die Pflanze sehr gut gedeihen kann, aber nicht umgekehrt. Von einer echten Symbiose mit vollkommen gegenseitiger Abhängigkeit, wie man früher glaubte, kann hier keine Rede sein, im besten Falle höchstens von einer Lebensgemeinschaft mit beiderseitigem Vorteil. Die intelligenten Ameisen haben sich einfach die Pflanzenwelt untertan gemacht. Ich glaube daher diesen Abschnitt nicht besser beschließen zu können als mit den Worten Rettigs: „Meiner unmaßgeblichen Meinung nach gibt es wohl Pflanzenameisen in Hülle und Fülle, aber (wenigstens im strengsten Sinne des Wortes) wenig oder überhaupt keine Ameisenpflanzen."

„Acarophilie“. Eine ähnliche Lebensgemeinschaft wie zwischen den tropischen Ameisen und den sog. Ameisenpflanzen besteht in kleinerer Auflage zwischen zahlreichen Pflanzen aus den verschiedensten Gebieten der alten und neuen Welt und gewissen Milben. Nur ist hier das Verhältnis von Leistung und Gegenleistung derzeit wenigstens noch weniger klar, so daß wir vorläufig nicht mit Sicherheit sagen können, ob es sich um Symbiose oder Parasitismus handelt. Man hat auch hier von Symbiose gesprochen und diese Lebensgemeinschaft als „Acarophilie“ der „Myrmekophilie“ gegenübergestellt.

Wie nämlich die Untersuchungen von Axel N. Lundström gezeigt haben, finden sich bei den Vertretern der verschiedensten dikotylen Pflanzenfamilien an der Blattunterseite bestimmt gestaltete, regelmäßig von gewissen Milben bewohnte Wohnräume, die sog. Acarodomatien. Nach beistehender Fig. 9 kommt ihre Bildung auf sehr verschiedene Weise zustande. Meist finden sie sich in den Winkeln zwischen Haupt- und Nebennerven. Hier treten sie entweder in Form von Haarschöpfen auf, wie bei unseren Linden, Erlen oder dem Spitzahorn, oder in Form kleiner Täschchen oder Tüten (*Elaeocarpus*) und flacher Grübchen (*Coprosma*). Im ersteren Falle bildet der Haarfilz den Boden, die Blattunterseite die Decke und die Nerven die Wände der kleinen Milbenbehausung. Die Milben legen in diese Wohnstätten ihre Eier, und die ausschlüpfenden jungen Milben leben vermutlich von den Ausscheidungen an der Oberfläche der Innenwände, deren Oberhaut sich von jener der übrigen Blattfläche auch anatomisch unterscheidet. Lundström vermutet nach dem Bau ihrer Freßwerkzeuge, daß die Milben das Blatt von Pilzkeimen und anderen Verunreinigungen säubern. Die Milbenbehausungen bilden sich zwar auch dann, wenn man die Milben von den Pflanzen künstlich fernhält, erfahren aber bei Besiedelung durch die Tiere eine starke Wachstumsförderung. In manchen Fällen werden sie bei dauerndem Fernhalten der Milben rückgebildet. Bedenkt man, daß gerade echte Milbengallen häufig einen auffallend ähnlichen Bau zeigen, so liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit erblich gewordenen gallenähnlichen Produkten direkter Beeinflussung seitens der Milben zu tun haben. Liegt hier keine Symbiose, sondern wirklicher Parasitismus vor, so handelt es sich jedenfalls um einen sehr harmlosen Parasitismus, welcher für die Pflanze kaum irgendwie nachteilig ist.

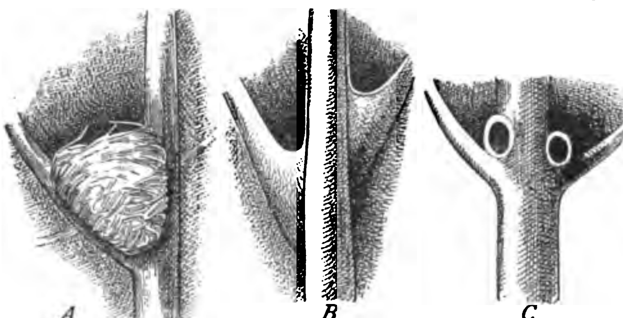


Fig. 9. Acarodomatien auf der Unterseite der Blätter von *A* Tilia europaea, *B* Elaeocarpus, *C* Coprosma Baueriana. (Nach LUNDSTRÖM.)

Echter Parasitismus. Pflanzengallen. Die eben beschriebenen Milbenbehausungen leiten uns zu jenen weitgehenden Veränderungen des Pflanzenorganismus hinüber, welche, durch bestimmte Tiere veranlaßt, als sog. Pflanzengallen schon seit den ältesten Zeiten die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich lenkten. Das Wunderbare und vielfach

vollkommen Rätselhafte an dieser merkwürdigen Lebensgemeinschaft besteht darin, daß die unter dem Banne des Tieres stehende Pflanze einem echten Schmarotzer auf Kosten ihrer Gesundheit Unterkunft und Körpersubstanz als Nahrung bietet. Wenn auch in der teleologischen Auffassung der inneren Struktureigentümlichkeiten der Pflanzengallen die Phantasie mancher Forscher unstreitig zu weit ging, so ist an der Tatsache nicht zu zweifeln, daß die allgemeine Zweckmäßigkeit im Baue dieser Tierbehausungen dem Schmarotzer zugute kommt. Da eine ausführliche Besprechung dieses derzeit bereits sehr umfangreichen Kapitels an dieser Stelle nicht möglich ist, muß ich mich in der vorliegenden Darstellung darauf beschränken, die Hauptpunkte herauszuheben. Sie soll uns zeigen, wie weit das Tier die Pflanze knechtet und sie nötigt, sich ihm zur Verfügung zu stellen. Wir kommen damit gleichzeitig in das Gebiet des echten Parasitismus.

Der Tatbestand ist in Kürze folgender: Die Eiablage seitens der Gallentiere (Gallwespen, Mücken, Milben und andere Insekten) in bestimmte Organe der Pflanze (Blatt, Knospe, Blütenorgane usw.) bedingt die Entstehung einer für die jeweilige Tierart ihrer äußeren Gestalt und dem inneren Bau nach vollkommen konstanten Gewebewucherung. Das weitere Wachstum derselben ist von der Beeinflussung seitens der aus dem Ei ausschlüpfenden Tierlarve abhängig und führt schließlich zur Bildung der „Galle", welche der Larve Unterkunft und Nahrung bietet. Von einer Gegenleistung des Tieres an die Pflanze ist keine Rede, wohl aber eine offenkundige Schädigung dieser vielfach sicher erwiesen.

Als für den Schmarotzer unbedingt vorteilhaft, wenn auch wahrscheinlich nicht „für ihn" entstanden, verdienen folgende Einrichtungen hervorgehoben zu werden:

1. Abschluß des Schmarotzers von der Außenwelt.
2. Verschluß des Einganges in die Gallenhöhlung durch Verzahnung der Oberhautzellen.
3. Schutz der Galle durch reiche Entwicklung mechanischen Gewebes.
4. Schaffung innerer Lufträume durch Entwicklung einer bestimmten Gewebeart („Sternparenchym").
5. Häufige Ausbildung eines eigenen Assimilationsgewebes.
6. Entwicklung eines sich stetig ergänzenden Nährgewebes.
7. Lage des Nährgewebes.
8. Förderung der vorhandenen Stoffleitungsbahnen in der Richtung der Stoffleitung zur Galle.
9. Nachträgliche Bildung neuer Stoffleitungsbahnen zur Galle.
10. Gerbstoffreichtum des Gallengewebes.
11. Schaffung anatomisch vorgebildeter Ausgangspforten mit Öffnungsmechanismen für den Austritt des entwickelten Tieres.

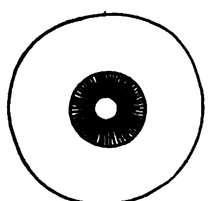


Fig. 10. Querschnitt durch eine kugelförmige Galle mit mechanischem Gewebe (schraffiert). (Nach KÜSTER.)

Zum Verständnis dieser kurzen Zusammenfassung mögen außer den Abbildungen (Fig. 10—17) noch folgende Erläuterungen dienen. Das mechanische Gewebe umhüllt meist

als Kugelmantel die Larvenkammer (Fig. 10), erhält dadurch ihre Form und schützt die Larve vor Druck, Stoß und den Angriffen tierischer Feinde. Es besteht aus dickwandigen Steinzellen mit mehr oder weniger verholzten und getüpfelten Membranen. Ein Bild von der Wirkung des Verschlußgewebes durch gegenseitige Verzahnung der den Eingang begrenzenden Oberhautzellen gibt Fig. 11. Der Sauerstoff, den die in Entwicklung begriffene Larve zur Atmung benötigt, wird ihr durch reiche Ausbildung innerer Lufträume gesichert, indem ein Teil des Gallengewebes in sog. Sternparenchym um-

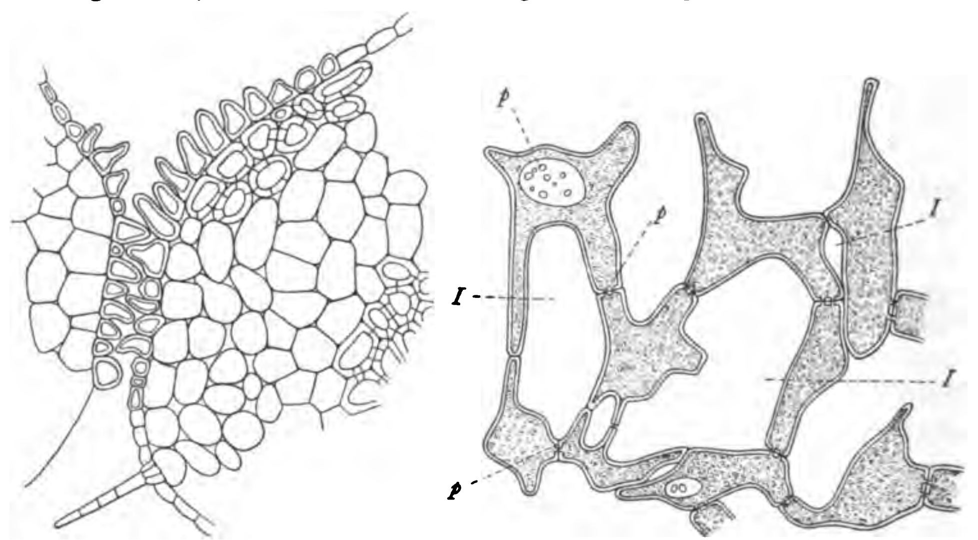


Fig. 11. Verzahnung der den Eingang in die Larvenkammer begrenzenden Oberhautzellen in der Galle von Diplosis fraxini auf Esche. (Nach KÜSTER.)

Fig. 12. Sternparenchym aus der Galle von Cynips Kollari auf Eiche. *I* Interzellularräume, *p* getüpfelte Querwände. (Nach FIGDOR.)

gewandelt ist. Die Zellen dieses Sternparenchyms sind nämlich in verschieden lange Arme ausgezogen, welche große Lufträume zwischen einander freilassen. Die Aufrechterhaltung des Stoffverkehres zwischen den einzelnen Zellen wird durch zahlreiche Tüpfel an den Berührungswänden besorgt (Fig. 12). Als ständige Nahrungsquelle für den Schmarotzer fungieren die an eiweißartigen Substanzen, Öl oder Stärke reichen Nährgewebe, welche keiner Galle fehlen, ja sogar häufig die Hauptmasse des Gallenkörpers darstellen. Sie kleiden in der Regel die Larvenkammer aus, so daß das Tier von seiner sich ständig erneuernden Nahrungsquelle rings umgeben ist. Ihrer Funktion entsprechend sind es dünnwandige, an den genannten Nährstoffen reiche Zellen, welche entweder als einheitlicher Gewebekomplex die Larvenkammer begrenzen, oder wie bei verschiedenen Milbengallen als Nährhaare

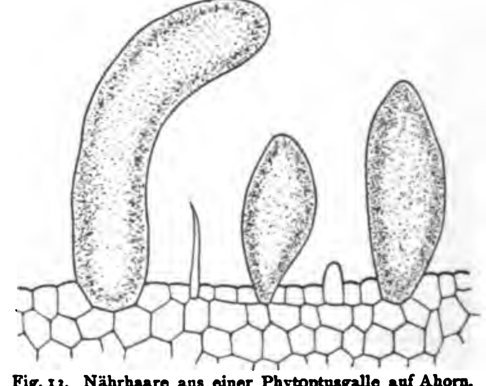


Fig. 13. Nährhaare aus einer Phytoptusgalle auf Ahorn. (Nach KÜSTER.)

entwickelt sind (Fig. 13). Die Nährstoffe werden von eigenen Assimilationsgeweben der Gallen erzeugt oder von dem normalen Assimilationsgewebe des die Galle erzeugenden Organes zugeleitet. Dem gesteigerten Bedürfnisse entsprechend erscheint das Leitungssystem im Bereiche der Galle meist mächtig gefördert, in anderen Fällen werden sogar neue Leitungsbahnen zur Galle angelegt (Fig. 14). Der auffallende Gerbstoffreichtum zahlreicher Gallen und die oberflächlich entwickelten stachelähnlichen Bildungen wie bei der als „Medusenhaupt" bezeichneten Eichengalle bedingen einen weiteren Schutz gegen äußere Angriffe seitens tierischer Verfolger des Schmarotzers. Ob aber diese beiden Schutzmittel auch ihrer Entstehung nach als Anpassungen zugunsten des Schmarotzers zu deuten sind, bleibt sehr fraglich. Die Pflanze bietet schließlich ihrem Schmarotzer nicht nur gesicherte Unterkunft und ständige Nahrung, sondern sie sorgt in manchen Fällen sogar durch Ausbildung anatomisch vorgebildeter Öffnungsmechanismen für dessen Befreiung, wenn er als entwickeltes Tier die Galle verläßt. Durch Erzeugung einer streng lokalisierten Trennungsschicht fällt entweder der größte Teil der Gallenkammer als Ganzes ab und setzt das Tier so in Freiheit, oder es wird auf gleiche Weise ein Deckel herausgeschnitten, den das Tier bloß herauszudrücken braucht (Fig. 15).

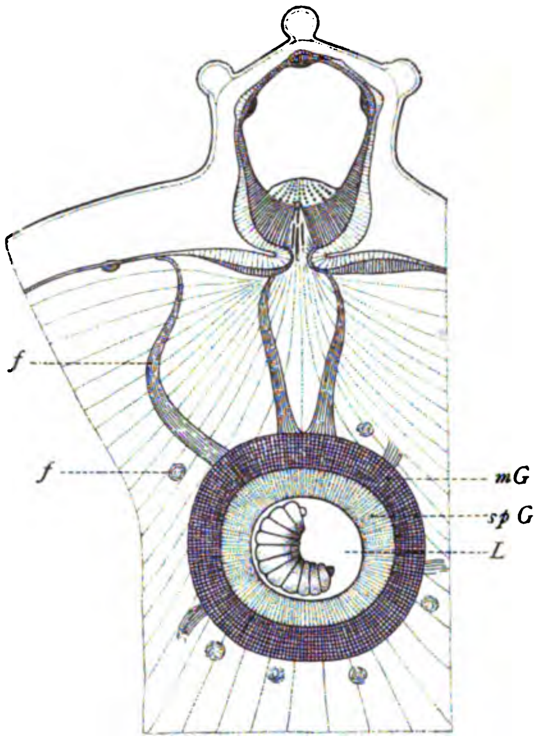
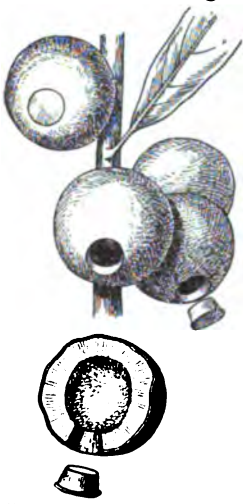


Fig. 14. Teil eines Querschnittes durch die Galle von Aulax Latreillei auf der Gundelrebe (Glechoma hederacea). Die Abbildung zeigt nicht nur eine mächtige Förderung des Leitungssystems in der Richtung zur Galle, sondern auch die Bildung neuer Gefäßbündel (*f*). *mG* mechanisches Gewebe, *spG* Nahrung speicherndes Gewebe, *L* Larvenhöhle mit Larve. (Nach Houard.)


Fig. 15. Oben Zweigstück von Duvalia longifolia mit Rindengallen von Cecidomyia Eremita, unten Längsschnitt durch eine Galle. (Nach Kerner.)

Alle die genannten Bildungen kommen bloß dem Schmarotzer zugute und bedeuten für die Pflanze einen großen Aufwand an Zellmaterial und plastischen Baustoffen, die ihren gesunden, lebenswichtigen Organen entzogen werden. So wird die Pflanze erwiesenermaßen oft schwer geschädigt. Nur die wenigen der Bestäubung und damit der Arterhaltung dienenden Gallenbildungen, wie z. B. die bei der Feige auftretenden, gereichen ihr zum Vorteil. Angesichts dessen drängt sich die Frage auf, ob sich die Pflanze des schädigenden Parasiten

nicht zu erwehren versucht. Leider ist gerade darüber nur wenig bekannt. Die Apfelzüchter wissen z. B. aus Erfahrung, daß unter den zahlreichen Apfelsorten einige wenige, wie z. B. der rote Eisenapfel u. a., der Blutlaus erfolgreich widerstehen. Dasselbe gilt von gewissen amerikanischen Rebensorten der Reblaus gegenüber. Die wahren Ursachen der Immunität sind in beiden Fällen noch unbekannt. Vorläufig stehen wir noch jedem Versuche einer Kausalerklärung der Zweckmäßigkeit im inneren Bau der Gallen ziemlich ratlos gegenüber. Zwar spricht die Tatsache, daß verschiedene Arten derselben Insektengattung an demselben Pflanzenorgane wie an den Laubblättern unserer Eichen verschiedene, für jede Tierart charakteristische Gallen erzeugen, für eine chemische Beeinflussung des Pflanzenorganes durch das eierlegende Tier. Doch haben die auf dieser Basis unternommenen Versuche, Gallen künstlich zu erzeugen, noch keine vollkommen befriedigenden, eindeutigen Ergebnisse geliefert. Einige der oben erwähnten, für das Gallentier offenbar zweckmäßigen anatomischen Merkmale können, wie experimentell gezeigt wurde, auch Geweben außerhalb der Galle durch bestimmte Faktoren, wie Verwundung, Änderung der Stoffzufuhr usw. künstlich induziert werden. Doch genügen diese Ergebnisse noch lange nicht zur Erkenntnis der ursächlichen Bedingtheit so vieler gesetzmäßiger Kombinationen, die erst in ihrer Gesamtheit die Galle aufbauen.

Ambrosiagallen durch Gallmücken.

Die Untersuchungen von Baccarini, Bargagli-Petrucci und in jüngster Zeit vor allem jene Negers haben uns mit einem neuen, von Neger als „Ambrosiagallen" bezeichneten Gallentypus näher bekanntgemacht. Die Wirtpflanze liefert hier dem gallenerzeugenden Parasiten in der Galle nicht nur Unterkunft für seine Nachkommenschaft, sondern sie gibt ihm überdies gleichsam den Nährboden für einen Pilz ab, welcher der Larve ihre ausschließliche Nahrung liefert. Am genauesten sind wir über diese interessante Lebensgemeinschaft durch die kürzlich erschienenen eingehenden Untersuchungen Negers über die Ambrosiagalle des Besenginsters (*Sarothamnus scoparius*) und der strauchigen Kronenwicke (*Coronilla emerus*) orientiert. Sie mögen daher der folgenden Darstellung als Grundlage dienen.

Verschiedene Arten der Gallmücken-(Cecidomyiden) Gattung *Asphondylia* erzeugen auf bestimmten Pflanzen, wie dem Kappernstrauch (hier zuerst von Baccarini entdeckt), dem Wollkraut (*Verbascum*), der Hundsraute (*Scrophularia canina*) und verschiedenen Leguminosen wie dem Besenginster, der strauchigen Kronenwicke u. a. Blüten-, Knospen- und Fruchtgallen, deren Innenraum regelmäßig mit einem dichten Pilzmyzel austapeziert ist. Die Larve ist von diesem Pilzmyzel unmittelbar umgeben und kommt mit der eigentlichen Wand der Galle selbst überhaupt nicht direkt in Berührung. Wie aus Fig. 16 ersichtlich, dringen die Pilzhyphen gelegentlich auch zwei bis vier Zellschichten tief zwischen die Zellen des Gallengewebes ein und bilden zunächst aus eng aneinander gereihten, senkrecht in den Gallenraum hineinstrebenden sog. Saughyphen die „Säulenschicht". Diese Saugschicht schnürt in den Gallenraum rosenkranzförmige Reihen an Glykogen und anderen Nährstoffen reicher kuge-

liger Zellen ab (Fig. 16). Diese nährstoffreichen Zellen, von Neger kurzweg „Ambrosia“ genannt, bilden die ausschließliche Nahrung der Gallmücke, welche in der Ambrosiagalle ihre volle Entwicklung durchmacht. Die Ambrosia wird in demselben Maße neugebildet als sie von der Larve abgeweidet wird. Nur solange das Tier noch Larve ist, bleibt der Pilzbelag weiß und besteht aus dem dichten Belage von Ambrosiazellen. Zur Zeit der Verpuppung der Larve wachsen diese Zellreihen zu dunkelgefärbten Myzelfäden aus. Ist schließlich das Gallentier vollkommen entwickelt, so wird der Pilzbelag dunkelbraun bis schwarz.

Diese Ambrosiazellen sind keineswegs Fortpflanzungszellen des Pilzes. Auf Nährgelatine gebracht wachsen sie nicht aus, sondern gehen unter Braunfärbung zugrunde. Auf Grund mühevoller Versuche gelang es Neger, den Pilz in Reinkultur zu züchten. Die Züchtungsversuche ergaben, daß es sich um eine Art der Gattung *Makrophoma* handle. Auch vom Tier verlassene alte Fruchtgallen liefern die für diese Gattung charakteristischen rankenförmigen Sporenträger mit den Fortpflanzungszellen des Pilzes. Sie stimmen mit den in Reinkultur gezogenen Sporenträgern desselben vollkommen überein und sind niemals an anderen Teilen der Wirtpflanze zu treffen. Künstliche Übertragung von Ambrosiapilzmyzel auf sterilisierte Fruchthülsen des Besenginsters ergab reiche Entwicklung der Ambrosiazellreihen. Auch die in Ambrosiagallen anderer Wirtpflanzen vorkommenden Pilze erwiesen sich, soweit sie untersucht sind, als zur Gattung *Makrophoma* zugehörig. Besonderes Interesse verdient weiter die Tatsache, daß der Ambrosiapilz bis heute außerhalb der Gallen noch nicht gefunden wurde und sich in Material verschiedenster geographischer Herkunft als vollkommen identisch erwies.

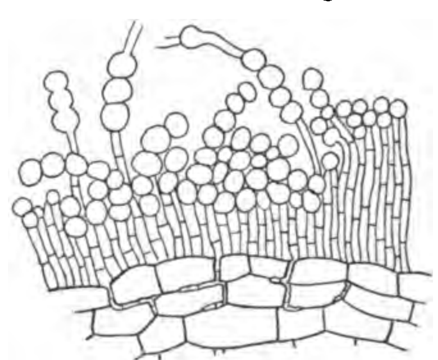


Fig. 16. Teil eines Schnittes durch die Fruchtgalle des Besenginsters (Sarothamnus scoparius), verursacht durch die Gallmücke Asphondylia Mayeri. (Stark vergrößert.) Die Abbildung zeigt das Eindringen der Myzelfäden des Ambrosiapilzes zwischen die Zellen des Gallengewebes der Wirtpflanze, die Saugschicht und die rosenkranzförmigen Ambrosia-Zellreihen. (Nach Neger.)

Angesichts dieser innigen Wechselbeziehungen zwischen Gallinsekt und Nährpilz entsteht die wichtige Frage: Woher stammt der Pilz, und wie gelangt er in das Innere der Galle? Aus dem umgebenden Gallengewebe konnte er nicht in den Gallenraum hineinwachsen. Denn sein Myzel dringt, wie bereits erwähnt, höchstens vier Zellschichten tief in das Gallengewebe ein. In den äußeren Schichten des Gallengewebes ist dasselbe dagegen niemals zu finden. Gegen eine Übertragung der Fortpflanzungszellen (Konidien) des Pilzes durch den Wind von außen spricht, abgesehen davon, daß der Pilz außerhalb der Galle bis heute noch nicht gefunden wurde, sein regelmäßiges Auftreten in der Galle. Überdies wäre dies mit der Tatsache unvereinbar, daß die junge Knospe durch eine dichte Haarreuse nach außen vollkommen abgeschlossen ist (Fig. 17A).

Die Beantwortung dieser Frage ist durch die wichtige Beobachtung Negers gegeben, daß sich in embryonalen Knospengallen des Besenginsters im Herbste an der Basis der Knospe regelmäßig ein oder mehrere winzige schneeweiße Myzelflöckchen des Pilzes neben der jungen Larve vorfinden (vgl. Fig. 17). Diese Flöckchen, welche aus einem lappig verzweigten, fast querwandlosen Myzel bestehen, entstehen durch Auskeimen je einer Fortpflanzungszelle (Konidie) des Pilzes. In manchen Fällen, wie in dem in der nebenstehenden Fig. 17B abgebildeten, läßt sich die Entstehung dieses Myzelflöckchens aus der Konidie noch deutlich verfolgen. In diesem Stadium überdauern Larve und Pilzmyzel den Winter. Im Frühjahr wuchert das Myzel weiter und bildet schließlich nach innen zu die Ambrosiazellreihen. Der Pilz kann also nur in Form von Konidien durch das Muttertier bei der Eiablage eingeschleppt worden sein. Es fragt sich daher nur noch, wie das Gallmückenweibchen die abzulegenden Eier mit den Konidien des Pilzes infiziert. Zur Beantwortung dieser Frage verdient die interessante Tatsache erwähnt zu werden, daß der Zeitpunkt des Ausschlüpfens der Gallmücke vollkommen genau mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, zu dem die oben erwähnten, die Gallenwand durchbrechenden rankenförmigen Konidienträger nach außen hervortreten. Berücksichtigt man ferner, daß die Makrophomakonidien in eine schleimige Masse eingebettet sind, so ist es sehr leicht denkbar, daß das Gallmückenweibchen vor der Eiablage seine Legeröhre mit den klebrigen Konidien infiziert.

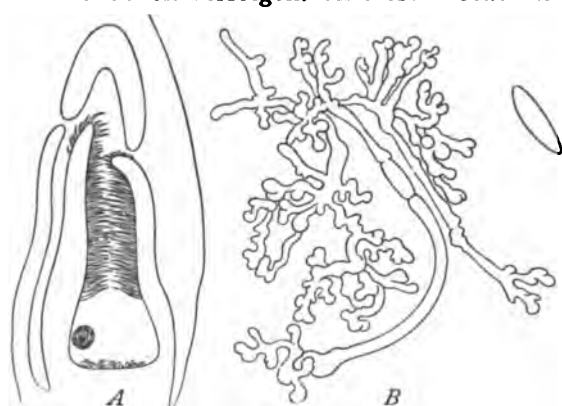


Fig. 17. *A* Längsschnitt durch eine embryonale Knospen-Ambrosiagalle des Besenginsters. Oben die dichte Haarreuse, am Grunde der Galle Querschnitt durch die Gallmückenlarve (links) und das Ambrosiapilzflöckchen. (Vergr. 21,5.) *B* Ambrosiapilz der Knospengalle im Zustande der Überwinterung. Die Entstehung des lappig verzweigten Myzels aus einer Fortpflanzungszelle (Konidie) des Pilzes ist deutlich erkennbar. Rechts zum Vergleiche eine nicht ausgekeimte Konidie. (Vergr. 300.) (Nach NEGER.)

Damit ist die Kette der Wechselbeziehungen geschlossen. Das Tier veranlaßt die Wirtpflanze nicht nur zur Bildung der Galle als gesicherte Unterkunft für seine Larve, sondern verwendet das Gallengewebe gleichzeitig als Nährboden für den Speisepilz seiner Larve. Der Pilz, welcher gegenwärtig außerhalb der Galle noch nicht gefunden wurde, ist zur Kulturpflanze der Gallmücke geworden. Sie züchtet ihn nicht nur in Reinkultur, sondern hat ihn auch dahin gebracht, nährstoffreiche Futterzellen zu entwickeln, welche in demselben Maße als sie die Larve abweidet, wieder nachgebildet werden. Diese ,,Ambrosia''zellen stehen nicht im Dienste der Fortpflanzung des Pilzes. Zur normalen Fortpflanzung schreitet der Pilz erst, wenn er dem Einfluß des Tieres entzogen ist, also nach der Verpuppung der Larve. Aber auch dann liefert er noch dem erwachsenen Tier in seinen Konidien gleichsam die Sämlinge für dessen Pilzkultur.

Ambrosiagallen durch Borkenkäfer.

Viel länger als die erst in jüngster Zeit näher bekanntgewordenen Ambrosiagallen sind die Beziehungen gewisser Borkenkäfer zu bestimmten, die Wände ihrer Larvenwiegen auskleidenden Pilzen bekannt. Schon im Jahre 1836 hat Schmidberger eine in den Fraßgängen der Holzborkenkäfer regelmäßig auftretende „krümelige Substanz" als ausschließliche Nahrung der Larven erkannt und „Ambrosia" genannt. Die Pilznatur derselben blieb ihm allerdings noch verborgen. Später haben sich dann hauptsächlich nordamerikanische Autoren dem Studium dieser Frage gewidmet und in Deutschland gegenwärtig am eingehendsten Neger, auf dessen Ergebnisse sich auch die folgenden Ausführungen stützen.

Bei der bekannten Nährstoffarmut des Holzes gibt es für holzbewohnende Insekten nur zwei Möglichkeiten, um die zu ihrer Ernährung nötigen Stoffe zu gewinnen. Sie müssen entweder sehr große Mengen von Holzteilchen ihren Verdauungskanal passieren lassen, wie z. B. die Holzwespen (*Sirex*-Arten), oder sie züchten sich einen Pilz, der die spärlichen im Holze vorhandenen Nährstoffe mittels weithin ausstrahlender Myzelfäden sammelt und an einem Punkte, der Futterstelle gewissermaßen, konzentriert. Den letzteren Weg betreten zahlreiche Borkenkäfer (*Xyleborus*- und *Xyloterus*-Arten), und zwar sowohl in Europa und Nordamerika als in den Tropen beider Erdhälften. Im Einklange damit, daß eine Pilzzucht nur im frischen, saftreichen Holze möglich ist, schlagen sie ihre Brutstätten auch nur in lebenden oder frisch gefällten Stämmen auf. Besonders häufig finden sich die pilzzüchtenden Borkenkäfer in den Tropen, wo wichtige Kulturpflanzen wie Kautschukpflanzen, Kakao, Tee, Kaffee usw. unter ihnen besonders zu leiden haben. Dagegen wurde bei den in nährstoffreichen Samen, wie in den Datteln, Arekanüssen, Kaffeebohnen usw. bohrenden Borkenkäfern bisher noch keine Pilzzucht beobachtet. Der Nährstoffreichtum ihrer Brutstätte macht eben die Beschaffung weiterer Nahrung auf dem Wege der Pilzzucht überflüssig.

Wie die Ambrosiagallmücken und die pilzzüchtenden Ameisen und Termiten (s. unten S. 561—567) haben auch die Ambrosiapilze züchtenden Borkenkäfer unter den ihnen zur Verfügung stehenden Pilzen strenge Auswahl getroffen. Die von den einzelnen Käferarten kultivierten Pilze sind auch in der Tat einander nahe verwandt und nur durch sehr geringfügige Merkmale voneinander verschieden. Das Bestreben dieser Tiere geht eben dahin, ihren Nahrungspilz wo möglich in Reinkultur zu ziehen. Die Ambrosiagallmücken haben es in dieser Beziehung sehr leicht. Die Übertragung des Pilzes in das Innere der nach außen hin vollkommenen abgeschlossenen Galle bietet die günstigsten Bedingungen für die Anlage einer Reinkultur. Der Pilz braucht aber nicht nur ein reines Nährsubstrat, sondern sein Wachstum ist, wie Neger experimentell zeigte, auch von einem gewissen Luftgehalt des Substrates abhängig. Diesem Sauerstoffbedürfnisse ihres Ambrosiapilzes tragen die Borkenkäfer in sehr sinnreicher Weise dadurch Rechnung, daß sie das gesamte, bei der Anlage der Brutstätten frei werdende Holzmehl sorgfältig wegschaffen und so für die Durchlüftung der Fraßgänge sorgen. Dadurch unterscheiden sich auch die pilzzüchtenden Bor-

kenkäfer von anderen holzbewohnenden Insekten, wie z. B. den Holzwespen, welche ihre Röhren durch einen festen Pfropf aus Holzmehl nach außen geradezu abschließen.

Die Beseitigung des Bohrmehles aus den Fraßgängen zieht aber auch die unangenehme Folge nach sich, daß dadurch den Keimen fremder holzbewohnender Pilze die Möglichkeit gegeben wird, sich in den Bohrgängen anzusiedeln. Wenn auch die häufig eigentümlich gebogene und geknickte Form der Muttergänge der Infektion durch fremde Pilzkeime entgegenwirkt, so sind die Ambrosiarasen trotzdem nicht selten durch Bakterien, Hefepilze und *Ceratostomella*-Arten verunreinigt. Am häufigsten ist dies in den Eingangsröhren der Fall, wo fremde Pilzsporen leichter Zutritt finden. Dagegen ist die Ambrosia in den Muttergängen meist ziemlich rein entwickelt. Die Ambrosiazellen zeigen in Form und Inhalt überraschende Übereinstimmung mit jenen der Ambrosiagallen. Dabei ist die Form der Ambrosiazellen für die einzelnen Borkenkäferarten vollkommen konstant. Während aber die Zugehörigkeit des Ambrosiagallenpilzes zur Gattung *Makrophoma* auf dem Wege der Reinkultur sicher zu erbringen war, gelang es Neger wenigstens bisher nicht, den Ambrosiapilz der Borkenkäfer zur Bildung irgendeiner Fruchtform zu veranlassen, die einen Schluß auf seine systematische Stellung erlaubt hätte. Bloß für den Ambrosiapilz des mit den Leuchtkäfern verwandten *Hylecoetus dermestoides* konnte er dessen Zugehörigkeit zur Gattung *Endomyces* wahrscheinlich machen. Die Pilze sind eben vermutlich schon seit uralten Zeiten Kulturpflanzen der sie züchtenden Borkenkäfer und unter dem Einflusse der Kultur seitens der Tiere degeneriert.

Die Frage, wie der Pilz von dem Muttertier in sein Keimbett übertragen wird, ist bis heute noch unaufgeklärt. Da die Form der Ambrosiazellen für die einzelnen Käferarten vollkommen konstant ist, da sich ferner die den Ambrosiarasen bildenden Myzelfäden stets nur in unmittelbarer Umgebung der Fraßgänge und niemals in der Eingangsröhre finden, erscheint eine Übertragung des Pilzes durch Zufall vollkommen ausgeschlossen. Ebensowenig wahrscheinlich ist, daß die Keime des Pilzes dem Muttertiere oberflächlich anhaften. Denn obwohl Neger schwärmende Weibchen auf geeignete sterile Fruchtböden brachte, erhielt er niemals eine Vegetation des betreffenden Ambrosiapilzes, sondern bloß die als Verunreinigung in den Bohrgängen häufig auftretenden Pilze und weiße Häufchen einer Hefeart. Es bleibt also bloß die eine Möglichkeit übrig, daß der Mutterkäfer die Keime des Nährpilzes in seinem Körper mitbringt und an geeigneter Stelle aussät. Wahrscheinlich werden die Ambrosiazellen selbst zur Aussaat benützt. Denn weder von Neger noch von den anderen Autoren konnte in natürlichen Ambrosiarasen und künstlichen Kulturen des Pilzes eine andere Art von Vermehrungszellen entdeckt werden.

Pilzgärten der Ameisen.

Sowohl die Knechtung des Futterpilzes als die Reinkultur desselben erreicht in den berühmten „Pilzgärten" gewisser südamerikanischer Ameisen, die es darin geradezu zu vollendeter Meisterschaft gebracht haben, ihren Höhepunkt. Den klassischen Untersuchungen A. Möllers, welcher sich in der Heimat der

Tiere fast drei Jahre dem Studium dieser interessanten Tiere widmete, verdanken wir einen tiefen Einblick in die Kleinarbeit dieser Tausendkünstler. Den Urwaldpionieren und Naturforschern, welche Südamerika bereisten, waren schon lange die Züge der auf ausgetretenen Pfaden in dichten Scharen geschäftig einherlaufenden bissigen Blattschneiderameisen aufgefallen, welche aus den Blättern der verschiedensten Pflanzen mit ihren mächtigen, scherenförmigen Oberkiefern Blattstücke herausschneiden und in ihren Bau schleppen. Gar mancher Ansiedler muß in ohnmächtiger Verzweiflung zusehen, wie diese sechsbeinigen Plünderer in kürzester Zeit seine mit Mühe gepflanzten Kulturen entblättern. Das Rätselhafte an dieser merkwürdigen Tätigkeit der Tiere blieb aber stets die Frage nach der Verwertung der ungeheuren Blattmassen, die fortwährend in den unterirdischen Bauten verschwinden. Denn kein Beobachter hat die Ameisen jemals Blätter fressen gesehen. Der scharfsinnige Naturforscher Thomas Belt, welcher jahrelang Nikaragua bereiste, hat als erster die Vermutung ausgesprochen, daß die Ameisen diese Blattstücke in ihre Nester schleppen, um sie als Dünger für einen Pilz zu verwenden, der ihnen als Nahrung dient. Heute, wo die Richtigkeit dieser Vermutung durch die mustergültigen Untersuchungen Möllers mit allen Hilfsmitteln moderner Laboratoriumstechnik unwiderleglich bewiesen ist, müssen wir um so mehr den Scharfsinn Belts bewundern, der den Kernpunkt dieses damals noch vollkommen isoliert dastehenden Problems so klar erfaßte. Kein Wunder, daß man seine Vermutung lange Zeit bloß für eine Ausgeburt der Phantasie hielt.

Ich will an der Hand der meisterhaften Darstellung Möllers versuchen, die ebenso raffinierte als rücksichtslose gärtnerische Tätigkeit der Ameisen zu schildern.

In dem von Möller bereisten Gebiete kommen als Pilzzüchter drei Ameisengattungen in Betracht, die Schlepp-, Haar- und Höckerameisen (*Atta. Apterostigma, Cyphomyrmex*). Unter diesen sind die Pilzgärten der Schleppameisen vollendete Meisterwerke der Reinkultur und auch am eingehendsten studiert, weshalb sich die folgende Darstellung in erster Linie auf sie bezieht.

Wie bereits erwähnt, bewegen sich die Tiere auf gebahnten Straßen, die sie sich als vorzügliche Erdarbeiter selbst herstellen. Diese Straßen erreichen mitunter bedeutende Längen. So beobachtete Möller eine Straße, welche bei Überwindung erheblicher Hindernisse eine Gesamtlänge von rund 100 m hatte. Obwohl diese Straßen im Urwalddickicht häufig durch Bäche unterbrochen werden, verstehen es diese intelligenten Tierchen mit bewundernswerter Überlegung über die Zweige oder Wurzeln der den Bachrand begrenzenden Bäume und Sträucher wieder den Anschluß an die Fortsetzung der Straße zu finden. Da sie ihr Plünderungswerk nicht nur an krautigen und strauchigen Pflanzen ausüben, sondern auch hoch in die Bäume empordringen, so müssen sie oft körperliche Kraftleistungen vollbringen, die uns in gerechtes Staunen versetzen. So sah sie Möller einmal eine mindestens 20 m lange Strecke fast senkrecht vom Wipfel eines Baumes herab mit ihrer Last zurücklegen. In einem anderen Falle mußte die mit ihren Blättern schwerbeladene Schar an

einem steilen Bachufer von mehr als 75° Steigung über 2 m emporklettern. Dabei erreichen die Lasten, die sie unter so erschwerenden Umständen selbst bis 100 m weit schleppen, wie Wägungen ergaben, durchschnittlich das Doppelte bis Dreifache ihres Körpergewichtes. Ja, Möller beobachtete einmal eine Ameise, die ein Blattstielfragment schleppte, welches an Länge das Vierfache ihrer Körperlänge und an Gewicht das Zehnfache ihres Körpergewichtes besaß, und zwar nicht auf ebener Straße, sondern an einer glatten, fast senkrechten Wand herab. Dazu kommt, daß alle diese Leistungen auch noch mit entsprechender Geschwindigkeit vollbracht werden. In einem speziellen Falle legten sie einen Weg von 26 m Länge in einer Stunde und zehn Minuten zurück.



Fig. 18. Schleppameisen (Atta discigera) mit Schnittstücken an einer geplünderten Aipimpflanze (Manihot Aipi) herabsteigend. Natürliche Größe. (Nach Möller.)

In der Auswahl der Pflanzen, die sie schneiden, läßt sich schwer irgendeine Gesetzmäßigkeit feststellen. Denn sie verwenden nicht nur Pflanzen der verschiedensten systematischen Stellung und Blattbeschaffenheit, sondern sie schneiden oft plötzlich eine Art, die sie sonst fast gar nicht anrühren. Umgekehrt bleiben wieder manchmal Pflanzen unberührt, über die sie sonst gierig herfallen. An der Pflanze angelangt, beginnen sie mit ihren scherenförmig gekrümmten, an der Innenfläche mit stumpfen Zähnen versehenen Kinnbacken aus den Blättern vom Rande her wie mit einer Schere runde Stücke herauszuschneiden. Das in bestimmter Größe herausgeschnittene Blattstück wird dann hochkant gestellt und mit den Kinnbacken so getragen, daß dessen Schwerpunkt über dem Kopfe liegt (Fig. 18). Mit dieser Last geht es nun unbekümmert um alle Hindernisse des Weges ihren unterirdischen Bauten zu.

Deckt man ein derartiges Nest auf, so findet man im Innern desselben stets eine lockere, nach Art eines grobporigen Badeschwammes von größeren und kleineren Höhlungen durchsetzte Masse, in der stets eine große Menge Ameisen umhersitzen oder hin und herlaufen. Außerdem sind in derselben in unregelmäßiger Anordnung zahlreiche Larven und Puppen verteilt. Dasselbe gilt ebenso für die Nester der Haar- und Höckerameisen. Diese von den deutschen Kolonisten als „Brut", von Th. Belt richtig als „Antfood" bezeichnete Masse stellt den eigentlichen „Pilzgarten" dar, um von nun an den geläufigen Terminus Möllers zu gebrauchen. Dieser Pilzgarten ist den Ameisen das Um und Auf ihrer Freuden und Leiden (Fig. 19).

Schon die Untersuchung mit der Lupe ergibt, daß sich diese lose Masse aus einer ungeheuren Zahl formloser weicher Klümpchen von höchstens einem halben Millimeter Durchmesser zusammensetzt, welche an den frischgebauten Stellen dunkelgrün, an älteren fast schwarz und an den ältesten Teilen gelb-

bräunlich erscheinen. Sie sind durch und durch von Pilzfäden durchzogen. Die mikroskopische Untersuchung läßt in diesen dunkelgrünen Klümpchen nichts anderes als die Trümmer der Blattstücke erkennen, welche die Ameisen mit soviel Kraftaufwand in ihren Bau eintragen. Sie zeigt aber auch, daß fast keine einzige Zelle derselben unverletzt geblieben ist. Darin steckt eben das ganze

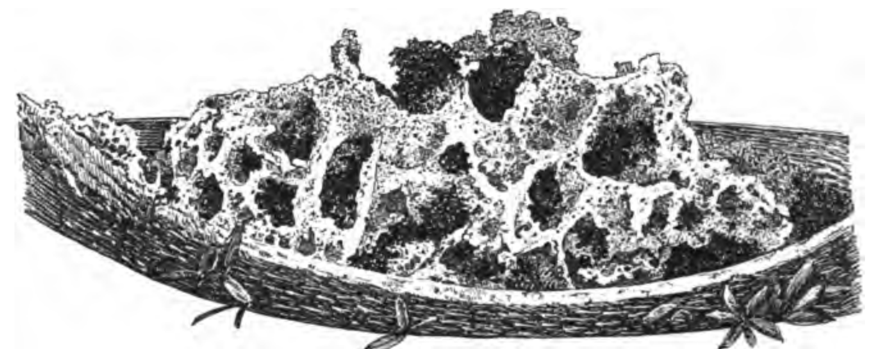


Fig. 19. In der Gefangenschaft in drei Tagen erbauter Pilzgarten. Natürliche Größe. (Nach MÖLLER.)

Geheimnis der so großzügig organisierten Blattransporte. Diese Blattstücke liefern nämlich den Ameisen tatsächlich den Nährboden für die Reinkultur ihres Nahrungspilzes. Wie eine genauere Untersuchung lehrt, finden sich nämlich über die ganze Oberfläche des Pilzgartens zerstreut weiße, wie winzige Wassertröpfchen glänzende, rundliche Körperchen von $^1/_4$—$^1/_2$ mm Durchmesser. Bei einiger Übung lassen sie sich schon mit freiem Auge als hellweiße Punkte erkennen. Diese, von Möller als „Kohlrabihäufchen" bezeichnet, stellen die Hauptnahrung der Ameisen dar. Bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sich diese „Kohlrabihäufchen" als Büschel kugelig angeschwollener, sehr plasma- und nährstoffreicher Hyphenenden (Fig. 20). Wie wertvoll dieses Nahrungsmittel den Ameisen ist, geht daraus hervor, daß, wenn man ihnen Teile des Pilzgartens außerhalb des Nestes verstreut, sie mit peinlichster Sorgfalt selbst das kleinste Stückchen desselben auflesen und wieder in ihren Bau tragen. Soviel ließ sich am natürlichen Standorte ohne künstliche Zucht beobachten. Die gärtnerische Tätigkeit der Ameisen entzieht sich jedoch im Freien jeder Beobachtungsmöglichkeit, da eine Freilegung des Nestes seitens der Tiere sofort energisch verhindert wird, indem sie wie ein besorgter Champignonzüchter ängstlich dafür sorgen, daß ihre Pilzreinkultur dem direkten Einflusse des Lichtes entzogen wird und die für ihr Gedeihen unerläßliche feuchte Wärme erhält.



Fig. 20. Kohlrabihäufchen aus dem Pilzgarten der Schleppameisen (Atta). 150 fach vergr. (Nach MÖLLER.)

Um die Düngung des Pilzgartens und das Abfressen der Kohlrabihäufchen

nachzuweisen, war Möller auf die Beobachtung der Tätigkeit der Tiere in der Gefangenschaft angewiesen. Sperrt man die Ameisen in Kristallisierschalen ein und gibt ihnen frische Blätter derselben Pflanzen, die sie mit Vorliebe schneiden, so werden diese Blätter absolut nicht angerührt. Nach acht bis vierzehn Tagen sterben die Tiere regelmäßig den Hungertod. Gibt man ihnen bloß Teile eines Pilzgartens ohne Blattstücke, so beginnen sie zwar sofort, den Garten aufzubauen und von Unkraut zu reinigen, und sie gedeihen auch ganz vorzüglich, so lange ihnen noch Bruchstücke des Gartens zur Verfügung stehen. Aber ohne den Blattdünger geht der Garten bald zugrunde und mit ihm auch die Ameisen. Bei dieser Gelegenheit konnte Möller die Ameisen beim Abfressen der Kohlrabihäufchen direkt unter der Lupe beobachten.

Auch die Düngung des Pilzgartens ließ sich in der Gefangenschaft genau beobachten. Die Ameisen schneiden von dem mitgebrachten Blattstücke so lange kleinere Stücke ab, bis dasselbe ungefähr die Größe ihres Kopfes erreicht hat. Hierauf wird das Blatt zunächst mit den Kinnbacken vom Rande her eingekniffen, dann mit den Vorderbeinen zusammengeknetet und schließlich wieder mit den Kinnbacken und Vorderbeinen zu einem kleinen Kügelchen zurechtgedrückt. Dieses weiche Klümpchen wird sodann unter einem kräftigen Ruck des Kopfes und bei gleichzeitigem Loslassen der Kinnbacken in geeignete Stellen des Pilzgartens förmlich eingehauen und schließlich sorgfältig mit den Vorderbeinen angedrückt. Wie sehr dieser Nährboden dem Pilze zusagt, geht daraus hervor, daß am Morgen auf die geschilderte Weise eingebaute Blattklümpchen schon am Nachmittag nach allen Richtungen hin vom Myzelium durchwuchert waren.

Die weitere fieberhafte zielbewußte Tätigkeit der Ameisen gilt der Fernhaltung anderer Pilze von ihrem Pilzgarten. Dies gelingt den intelligenten Tierchen so tadellos, daß sie den unter Anwendung der weitestgehenden Vorsichtsmaßregeln angelegten Reinkulturen unserer Laboratorien darin kaum nachstehen. Möller hat über 200 künstliche Kulturen der Kohlrabihäufchen dadurch erzielt, daß er dieselben mit einer ausgeglühten Nadel aus dem Pilzgarten heraushob und in Nährlösung übertrug. Mit ganz verschwindenden Ausnahmen waren diese Kulturen stets vollkommen rein. Wenn wir bedenken, welchen Weg die Ameisen mit ihren Blattstücken in dem durch Bakterien und Pilzsporen überall reichlich verunreinigten Urwalddickicht zurücklegen, so müssen wir diesen ihren Kulturerfolg um so mehr bewundern. Die jätende und reinigende Kulturarbeit der Ameisen geht aber noch viel deutlicher aus dem Schicksal eines sich selbst überlassenen Pilzgartens hervor, aus dem die Ameisen künstlich entfernt wurden. Ein ganzer Wald von Luftfäden beginnt in kürzester Zeit ins Kraut zu schießen und Hand in Hand damit verlieren die Kohlrabihäufchen ihren Plasmainhalt, welcher aus den Anschwellungen in die Luftfäden einwandert; schließlich schrumpfen sie vollständig zusammen. Gleichzeitig treten als Nebenfruchtform des Pilzes Konidienträger auf, verzweigte Fäden, welche an ihren Seitenzweigen perlschnurartig kugelige, im reifen Zustande braune Fortpflanzungszellen abschnüren und schließlich den ganzen

Pilzgarten überwuchern. Das Aufschießen dieser Luftfäden und Konidienträger, welche die Bildung der Kohlrabihäufchen unterdrücken würden, wissen die Ameisen vollständig zu verhindern.

Es ist begreiflich, daß sich Möller angesichts der geschilderten Tatsachen die Frage stellte, welchem Pilze wohl diese in so wunderbarer Reinheit gezogenen Kohlrabihäufchen und Nebenfruchtformen angehören mochten, und ob sich dieser auch außerhalb der Pilzgärten vorfindet. Ein glücklicher Zufall wollte es, daß Möller auch diese Frage vollkommen einwandfrei beantworten konnte. Zwei Herren seines Bekanntenkreises machten ihm nämlich die Mitteilung, daß sie auf einem Ameisenneste einen großen Blätterschwamm gefunden hätten, der ihnen wildwachsend nie zuvor zu Gesichte gekommen war. Der Pilz hätte einer krustenförmigen Myzelmasse aufgesessen, die ohne deutliche Grenze in den Pilzgarten überging, der daher beim Abheben des Pilzes unbedingt teilweise zerstört werden mußte. Dies sprach deutlich dafür, daß der merkwürdige Blätterpilz der langgesuchte Fruchtkörper des Ameisenpilzes sei. Die Untersuchung an Ort und Stelle gestattete sogar das Studium der Entwicklung des Fruchtkörpers, welche ergab, daß es sich um eine Art der mit unserem Fliegenpilz verwandten Gattung *Rhozites* handle, die Möller *Rhozites gongylophora* nannte. Daß dieser Pilz tatsächlich die so lange gesuchte Kulturpflanze der Ameisen darstellt, konnte Möller durch folgende Tatsachen beweisen. Die Pilzfäden der krustigen Masse, welcher der Hutpilz aufsaß, sind anatomisch mit jenen des Pilzgartens vollkommen identisch und gehen direkt in das Myzel des Pilzgartens über. Der Hauptbeweis ist aber damit gegeben, daß es Möller gelang, aus den Sporen dieses Hutpilzes nach mehrwöchentlicher Kultur die Kohlrabihäufchen zu züchten, welche von den Ameisen auch anstandslos verzehrt wurden. Noch rascher (nämlich in acht Tagen) konnte er dasselbe erzielen, wenn er mit einem ausgeglühten Messer aus dem Innern des Hutfleisches kleine Stückchen herausschnitt und in Nährlösung übertrug. Aber nicht bloß die auf diese Weise künstlich aufgezogenen Kohlrabihäufchen wurden von den sonst so wählerischen Ameisen anstandslos von der Platinnadel weggefressen, sondern ebenso auch kleine aus dem Hut- und Stielfleisch abgezupfte Stückchen des Pilzes. Wie selten die raffinierten Ameisen diesem Pilze die Möglichkeit lassen, seinen Lebenszyklus mit der Bildung des Fruchtkörpers abzuschließen, geht daraus hervor, daß ein so scharfer Beobachter wie Fritz Müller während seines 40jährigen Aufenthaltes in dem Gebiete auch nicht ein einzigesmal Gelegenheit hatte, den durch seine Größe und auch Färbung auffallenden Pilz zu sehen. Es sieht direkt so aus, als ob die schlauen Tiere wüßten, daß die Ausbildung des Fruchtkörpers mit seinen Millionen nährstoffreicher Sporen gleichbedeutend wäre mit vollständiger Rückbildung der Kohlrabihäufchen. Denn wenn sie auch den Fruchtkörper gern fressen, so kämen sie mit dieser bloß wenige Tage dauernden Nahrungsquelle schlecht weg. Mit dem Nachweis der entwicklungsgeschichtlichen Zusammengehörigkeit dieses Hutpilzes und des Pilzgartens war die Beobach-

tungskette geschlossen, der mühsamen Forscherarbeit Möllers die Krone aufgesetzt.

Nur zwei allerdings mehr zoologische Fragen ließen die Untersuchungen Möllers offen, nämlich die Frage nach der ersten Anlage und Düngung des Pilzgartens und nach der Ernährung der Königin und der ersten Arbeiterinnen. Diese Lücken wurden durch die Untersuchungen von Ihering (S. Paulo), Goeldi und Huber (Pará) vollkommen ausgefüllt. Die in dieser Frage unstreitig wichtigste Entdeckung machte zuerst v. Ihering, indem er nachwies, daß das befruchtete Weibchen im hinteren Teil der Mundhöhle, im sog. Hypopharynx, ein 0,6 mm großes lockeres Kügelchen verbirgt, welches aus Pilzfäden des Pilzgartens besteht und überdies noch einige Blattreste enthält (Fig. 21). Diese kleine Anlage des Pilzgartens nimmt die Königin tatsächlich aus dem Mutternest auf ihren Hochzeitsflug als notwendige Lebensmitgift mit. Durch diese Entdeckung war zum erstenmal überhaupt die Möglichkeit einer Neuanlage des Pilzgartens durch das befruchtete Weibchen allein erwiesen. Bezüglich der Düngung des Gartens konnten v. Ihering und Goeldi zunächst bloß die Vermutung äußern, daß dieselbe mit Hilfe zerbissener Eier erfolge. Diese sowie die übrigen oben erwähnten Fragen wurden durch die mustergültigen Untersuchungen Hubers unzweideutig beantwortet. Huber konnte ebenso wie vor ihm Möller alle diese Vorgänge an gefangenen Tieren direkt unter der Lupe studieren. Ja es gelang ihm sogar, einige der wichtigsten Vorgänge auf die photographische Platte zu bringen. Seiner Darstellung seien daher im folgenden die Hauptpunkte entnommen.



Fig. 21. Halbschematischer medianer Längsschnitt durch den Kopf eines befruchteten Atta-Weibchens kurz nach dem Verlassen des elterlichen Nestes. 9fach vergr. Der Mund ist geschlossen und zeigt im hinteren Schlundabschnitt (Hypopharynx) die Pilzkugel in natürlicher Lage. (Nach Huber.)

Das befruchtete Weibchen begibt sich nach dem Hochzeitsfluge unter die Erde, baut sich hier eine Kammer und verstopft die Eingangsöffnung, so daß es von der Außenwelt vollkommen abgeschlossen ist. Um diese Zeit liegt das von dem Tier ausgespiene Pilzkügelchen am Boden der Höhlung. Schon in den nächsten Tagen wird mit der Eiablage begonnen. Von diesen Eiern wird aber nur ein Bruchteil, und zwar der geringere Teil, für die Nachzucht verwendet. Denn die übrigen Eier bilden in der ersten Zeit nicht nur die einzige Nahrung der Mutterameise, sondern auch der ersten ausschlüpfenden Larven. Zu dieser Zeit fallen an dem kleinen Pilzflöckchen, welches nunmehr den jungen Pilzgarten darstellt, gelbbraune klare Tröpfchen auf, deren Herkunft Huber zuerst vollkommen rätselhaft war. Nach einer harten Geduldsprobe gelang es, auch dieses Rätsel zu lösen. Er konnte nämlich bei stundenlanger sorgfältiger Beobachtung der Ameise feststellen, daß dieselbe plötzlich mit den Oberkiefern ein kleines Flöckchen aus dem Pilzgarten herausreißt und gegen das sich nach unten einkrümmende Hinterleibsende führt. Zu gleicher Zeit erscheint am After ein gelber klarer Tropfen, welcher mit dem Pilzflöckchen aufgefangen wird. Darauf wird dasselbe unter fortwährendem Befühlen wieder in den Pilz-

garten eingefügt und mit den Vorderfüßen eingedrückt (Fig. 22). Der Tropfen wird vom Pilzflöckchen rasch aufgesaugt. Wie aus dieser überraschenden Beobachtung hervorgeht, wird also der Pilzgarten in der ersten Zeit von der Mutterameise mit ihren eigenen Exkrementen gedüngt. Diese Düngung hat ein rasches Wachstum des Pilzgartens zur Folge, in dem bald die Kohlrabihäufchen erscheinen. In der Zwischenzeit sind die ersten Arbeiterinnen ausgeschlüpft, welche sich von Anfang an von den Kohlrabihäufchen nähren. Eine Zeitlang werden die Larven noch mit Eiern und später auch mit Kohlrabi gefüttert. Die später ausschlüpfenden größeren Arbeiterinnen graben einen Ausführungsgang und stellen dadurch die Verbindung mit der Außenwelt her, worauf sofort mit dem Blattschneiden begonnen wird. Dann setzt diejenige Tätigkeit ein, welche wir oben nach den Entdeckungen Möllers dargestellt haben.




Fig. 22. Düngung des Pilzgartens in zwei Momentaufnahmen. Die Mutterameise führt den Pilzflocken zum After (links) und fügt den gedüngten Pilzflocken wieder dem Garten ein. (Nach Huber.)

Die eben geschilderten Untersuchungsergebnisse haben uns eine Wunderwelt komplizierter Lebensgemeinschaft zwischen Pflanze und Tier erschlossen, bei der das Tier die Rolle des rücksichtslosen und raffinierten Ausbeuters spielt. Die Pflanze, zum bloßen Nahrungsmittel des Tieres herabgesunken, hat ihre natürliche Heimat verloren. Ja sie wurde sogar um die Möglichkeit ihrer natürlichen Arterhaltung gebracht. Und doch steht diese Art der Ausbeutung einer Pflanze durch Insekten keineswegs so ganz vereinzelt da. Sie findet sich merkwürdigerweise, wenn auch zum Teil noch auf niedrigerer Stufe, bei einer zweiten, verwandtschaftlich den Ameisen fernerstehenden Insektengruppe wieder, nämlich bei den Termiten. Es ist dies einer der interessantesten Fälle von Konvergenz bestimmter Lebensbräuche im Tierreich.

Pilzgärten der Termiten.

Im Gegensatze zu den Pilzgärten der Ameisen sind jene der Termiten schon seit Ende des 18. Jahrhunderts bekannt. Ja sogar ihre Bedeutung für das Leben der Tiere wurde schon von den ältesten Autoren, die sie beobachteten, wie König (1779) und Smeathman (1781) richtig vermutet. Nur blieb diese interessante Entdeckung merkwürdigerweise über 100 Jahre vollkommen unbeachtet. Erst seit Ende des 19. Jahrhunderts wandten sich, wohl durch die Möllerschen Untersuchungen über die Blattschneiderameisen angeregt, verschiedene Autoren dem Studium dieser interessanten Frage zu, wie Desneux, Holtermann, Doflein, Sjöstedt, Petch, v. Höhnel u. a. In geschichtlicher Beziehung ist aber gerade die Pilzkultur der Termiten noch interessanter als jene der Attiden. Denn während hier ein vollendetes Endstadium der Pilzkultur vorliegt, steht die Pilzzucht der Termiten heute noch auf verschiedener Höhe der Ausbildung und gestattet uns daher einen Rückschluß auf ihre geschichtliche Entwicklung.

Auch im Inneren der zum Teil oberirdischen, zum Teil unterirdischen Bauten der Termiten finden sich Pilzgärten, aber in wechselnder Zahl und in eigenen Pilzkammern. Wir können hier mindestens zwei Stadien der Pilzzucht unterscheiden. Das ältere Stadium ist dadurch charakterisiert, daß als Nährsubstrat für den Pilz hauptsächlich durch die kräftigen Oberkiefer der Termiten zerkleinerte Holzteilchen und bloß gelegentlich auch Blattfragmente verwendet werden. In ihrem Äußeren erinnern die Pilzgärten vollkommen an jene der Ameisen; sie schwanken in der Größe von Haselnußgröße bis zum Umfang eines Menschenkopfes; nur sind sie in der Regel von festerem Gefüge und meist heller oder dunkler braun gefärbt. Längere Zeit der Luft und Sonne ausgesetzt nehmen sie sogar eine sehr harte Konsistenz an.

Auch hier fallen auf der Oberfläche des frischen Pilzgartens kleine weiße, kugelige Körperchen auf, „Knötchen" oder Myzelknöpfe", die sog. „sphères" der französischen Autoren, welche meist einen Durchmesser von $1^1/_2$—$2^1/_2$ mm erreichen. Bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sich diese Kügelchen als aus dem oberflächlichen Pilzmyzel durch Vereinigung einer großen Anzahl von Fäden entstanden, die sich vielfach verzweigen und an ihren Enden kugelige oder keulige Anschwellungen bilden. An diesen letzteren entstehen Fortpflanzungszellen (Konidien), so daß diese Kügelchen eigentlich Konidienträger darstellen. Sie erinnern also nur teilweise an die Kohlrabihäufchen der Ameisen. Während aber die Pilzgärten der Ameisen ideale Reinkulturen von *Rhozites gongylophora* darstellen, scheinen bei den Termiten mehrere Pilze an der Bildung des Pilzgartens beteiligt zu sein. Denn auf ihren Nestern treten regelmäßig Fruchtkörper bestimmter verwandtschaftlich einander fernstehender Pilzgattungen auf, und zwar den Gattungen *Volvaria*, *Podaxon* und *Xylaria* zugehörig. Wenn auch der exakte Beweis für die entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit dieser verschiedenen Pilzgattungen mit dem Myzel des Gartens noch nicht experimentell einwandfrei erbracht ist, so sind wir doch zu dieser Annahme vollkommen berechtigt.

Für die holzfressenden Termiten bedeutet die Pilzzucht aus den früher (S. 559) für die Borkenkäfer angegebenen Gründen einen gewaltigen Fortschritt. Bei der Stickstoffarmut des Holzes besorgt eben der Pilz die Nährstoffextraktion aus dem Holz. Bedenken wir ferner, daß die von Haus aus holzfressenden Termiten durch das Einschleppen ihrer Holzvorräte notwendigerweise mit zahlreichen Pilzen in Berührung kommen müssen, so dürfen wir uns nicht wundern, daß sie bald darauf kamen, Pilze als Nahrungsmittel mit in den Kauf zu nehmen. Ursprünglich werden ihnen die mit dem Holze zufällig eingeschleppten Pilze als Nahrung gedient haben. Im Laufe der Zeit trafen sie wahrscheinlich strengere Auswahl und gingen schließlich zur Zucht bestimmter Arten über. Bei der Vorliebe der verschiedensten Pilzgattungen für das Holz als Nährsubstrat erscheint es auch begreiflich, daß hier die Reinkultur eines bestimmten Pilzes auf größere Schwierigkeiten stößt. Daß aber nicht alle Termitenarten auf dieser Stufe stehen geblieben sind, geht daraus hervor, daß Smeathman und neuerdings Sjöstedt und Haviland auch unter den Termiten Blatt-

schneider entdeckten, welche ganz ähnliche Plünderzüge unternehmen wie die Schleppameisen. Diese Blattschneidertermiten wurden nicht nur beim Schneiden von Grasblättern und Blättern anderer Pflanzen beobachtet, sondern auch beim Einschleppen dieser Blattstücke in ihren Bau. Dabei erfolgt das Blattschneiden genau in derselben Weise wie bei den Schleppameisen. Wie bei den Blattschneiderameisen bestimmte Arbeiter die Ordnung des Zuges und Instandhaltung der Straße besorgen, so geschieht dies hier durch die großköpfigen, mit mächtigen Mandibeln ausgestatteten Soldaten. Leider fehlen uns über die Behandlung des Pilzgartens noch nähere Aufschlüsse. Sie dürfte aber wohl, abgesehen von der systematischen Stellung der Pilze, mit jener der Ameisen weitgehende Übereinstimmung zeigen.

Auch das Zusammenleben der Pflanzen untereinander hat zur Entstehung sehr verschiedenartiger Lebensgemeinschaften geführt. Uns interessieren hier vor allem jene, welche infolge mehr oder weniger weitgehender Anpassung eines der beiden Komponenten die Ausbildung sehr charakteristischer Typen der Pflanzenwelt zur Folge hatte. Unter diesen verdienen namentlich zwei sehr wichtige Charakterformen pflanzlichen Gestaltungstriebes hervorgehoben zu werden, welche der Physiognomie der Pflanzendecke großer Gebiete ihren Stempel aufdrücken; es sind dies die Epiphyten und Lianen.

Charakteristische Typen als Folge der Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Pflanze.

Die erstaunliche Lebensfülle des tropischen Urwaldes bedingt einen harten Kampf um Raum und Licht. Unter dem dichten Laubdache der hochragenden Urwaldbäume sind der Raumbesiedelung auch durch die Lichtverhältnisse Grenzen gesetzt. Hier bleibt nur eine Losung im Kampfe um die Erhaltung des Individuums; sie heißt: „Hinauf in die Höhen des Lichtes". Was unter den Bäumen nicht mehr Licht und Raum findet und doch leben will, muß auf die Bäume hinauf. Dieser Möglichkeit der Lebenserhaltung durch Besiedelung der höheren Baumregionen verdanken die beiden Lebenstypen der Überpflanzen oder Epiphyten und Schlinggewächse oder Lianen ihre Entstehung.

Epiphyten und ihre spezifischen Eigenschaften.

Auch im Bereiche der heimischen Flora finden wir den Typus der Epiphyten in den Flechten, Moospolstern und Algen vertreten, welche die Baumstämme unserer Waldungen besiedeln. Doch geben uns diese Überpflänzchen nur eine schwache Vorstellung von dem Höhepunkt epiphytischer Formenausgliederung in den Tropen. Werden sie doch dort nicht nur durch niedere Kryptogamen, sondern auch durch prächtige Blütenpflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise vertreten; und auch die Kryptogamen unter ihnen beschränken sich nicht bloß auf eine Besiedelung der Äste, sondern setzen sich auf die lebenden grünen Laubblätter fest.

Wie hat es diese Wunderwelt verstanden, sich dort oben in den luftigen Höhen häuslich einzurichten? Eine einfache Überlegung ergibt, daß zu diesem Luftleben nur jene Pflanzen befähigt sind, welche mit folgenden drei Bedingungen fertig zu werden imstande sind: 1. einer wirksamen Befestigung auf der Unterlage; 2. der hinreichenden Versorgung mit Wasser; 3. Ansammlung von Humus als nahrungspendender Scholle und Schutz für die Wurzeln. Eine

vergleichende Untersuchung der Epiphyten der alten und neuen Welt liefert auch in der Tat das Ergebnis, daß alle die so vielgestaltigen, zum Teil sehr auffallenden Charaktermerkmale ihres Baues, die sie von den gewöhnlichen Bodenpflanzen unterscheiden, mit der Lösung dieser drei Aufgaben in innigem Zusammenhange stehen. Dank der klassischen Untersuchungen Schimpers, Goebels, Treubs und anderer Autoren sind die Lebenseinrichtungen der Epiphyten heute eines der beststudierten Kapitel der unerschöpflichen Biologie der Tropenpflanzen.

Befestigung auf der Unterlage.

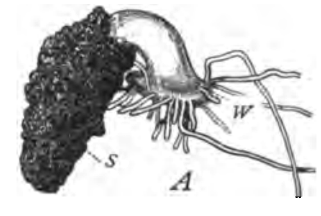
Fig. 23. Epiphytensamen. *A* Hymenopogon brasiliensis (Rubiaceee), vergrößert, rechts oben in natürlicher Größe. *B* Hillia spec., natürliche Größe. *C—D* Aeschynanthus pulchra, *C* natürliche Größe, *D* stark vergrößert, *a* Gruppe lufthaltiger Zellen. Von den an beiden Enden des Samens befindlichen Borsten sind nur die der Samenschale zugewendeten Teile eingezeichnet. (*A—B* nach Schimper, *C—D* nach Goebel.)

Schon die erste Befestigung auf der Unterlage setzt eine Frucht- bzw. Samenbeschaffenheit voraus, welche eine möglichst große Wahrscheinlichkeit der Höhenbesiedelung überhaupt gewährleistet. Es leuchtet ein, daß hierzu nur Pflanzen befähigt sind, deren Früchte resp. Samen an den Transport durch Tiere oder Luftströmungen angepaßt sind. Wie Schimper auf Grundlage seines sehr reichen Beobachtungsmateriales aus beiden Erdhälften feststellte, gehören die Samen der Epiphyten ausnahmslos drei biologischen Gruppen an. Entweder sind es Samen, deren saftige oder klebrige Hülle wie bei zahlreichen Beerenfrüchten, von Vögeln, Affen oder sonstigen baumbewohnenden Tieren gefressen und auf diese Weise durch die Tiere verbreitet werden (Araceen, Bromeliaceen, Liliaceen, Gesneriaceen usw.). Oder die Samen bez. Sporen sind so überaus leicht und klein, direkt staubartig, daß der leiseste Luftzug genügt, um sie fortzuführen. Infolge ihrer Kleinheit dringen sie leicht in die Risse der Baumrinde und die dieselben besiedelnden Moospolster ein. Sie brauchen daher keine besonderen Flugeinrichtungen. Um eine Vorstellung ihrer Leichtigkeit zu geben, sei erwähnt, daß Kerner in „Pflanzenleben" das Gewicht des Samens einer tropischen epiphytisch lebenden Orchidee, *Stanhopea oculata* mit 0,000003 g angibt. Hierher gehören die staubähnlichen Sporen der Moose, Flechtenpilze, Farne und die Samen der zahllosen epiphytischen Orchideen.

Vom dritten Typus sind die Samen, wenn auch ebenfalls sehr klein und leicht, doch etwas schwerer als die eben genannten und mit deutlichen Flug- und Hafteinrichtungen versehen. Als Schwebeeinrichtungen besitzen sie meist Haarbüschel oder zarte Flugsäume, in manchen Fällen auch einzelne Haare

unter gleichzeitiger Ausbildung luftführender Zellen zur Verringerung des spezifischen Gewichtes (Fig. 23). Diesem Typus gehören zahlreiche Rubiaceen, Asclepiadeen, Gesneraceen (*Aeschynanthus*) usw. an.

Aber selbst diese günstige Samenbeschaffenheit würde wenig nützen, wenn nicht auch schon das erste Auskeimen der Samen in einer Weise erfolgte, die eine rasche Befestigung auf den Unebenheiten der Rinde sichert. Der Same einer normalen Bodenpflanze treibt zunächst ein kleines Keimwürzelchen, welches sofort in den Boden eindringt. Dies ist begreiflicherweise bei der oft steinharten Rinde des Stützbaumes nicht möglich. Im Einklange hiermit finden wir, daß die Keimung der Epiphytensamen häufig in der Weise erfolgt, daß die Keimwurzel zunächst kurz bleibt; das untere Ende des Keimlings flacht sich ab und bildet so eine Haftscheibe, aus deren wulstigem Rande zahlreiche Wurzelhaare entspringen, welche, sich allen Unebenheiten der Rinde anschmiegend, den Keimling wirksam befestigen (Fig. 24).



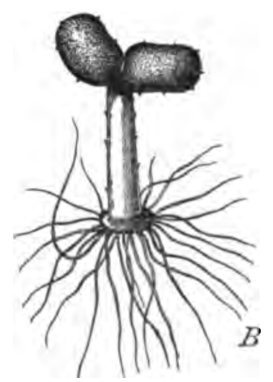


Fig. 24. Keimung des Samens von Aeschynanthus pulchra. *A* Austritt der Keimwurzel aus dem Samen *S*; *W* ringförmige Anschwellung (Haftscheibe), aus welcher zahlreiche Wurzelhaare entspringen. *B* junge Keimpflanze nach dem Verlassen der Samenschale. (Nach GOEBEL.)

Auf den ersten Blick wäre man geneigt, diese Samenmerkmale als direkte Anpassungen an die epiphytische Lebensweise zu betrachten. Bei nüchterner Betrachtung sieht jedoch der Sachverhalt ganz anders aus. Unter den zahllosen Pflanzenformen des Urwaldes waren nur Vertreter derjenigen Familien zur Annahme einer epiphytischen Lebensweise geeignet, welche die genannten Samenmerkmale schon im vornherein besaßen. Denn wären diese Merkmale rein epiphytische Anpassungen, dann wäre es unverständlich, warum sich die Epiphyten beider Erdhälften aus den Vertretern derselben Verwandtschaftskreise rekrutieren. Da aber gerade Frucht- und Samenmerkmale vielfach zu den wichtigsten Ausdrucksmitteln natürlicher Verwandtschaft gehören, so ist es vollkommen begreiflich, warum unter den Epiphyten Vertreter bestimmter Familien immer wiederkehren, jene anderer Familien dagegen nicht. Der Fall zeigt wieder recht klar, wie vorsichtig wir bei der Deutung zweckmäßiger Einrichtungen als Anpassungen an bestimmte Außenbedingungen sein müssen.

Wasserversorgung.

Nach der Befestigung auf der Unterlage ist die Sicherung ausgiebiger Wasserversorgung die wichtigste Lebensfrage der Epiphyten. Leben sie doch auf einer Unterlage, welche das empfangene Wasser rasch wieder abfließen läßt. Die Mittel zur Sicherung der Wasserversorgung decken sich zum großen Teil mit den allbekannten Einrichtungen der Bodenpflanzen, einerseits Wasser aufzunehmen und zu speichern, und andrerseits die Wasserabgabe durch Transpiration möglichst einzuschränken (Xerophytenanpassungen). Auch für diese „Anpassungen" gilt zum größten Teil das früher über die Zweckmäßigkeit der

Samen Gesagte. Uns interessieren hier bloß jene Einrichtungen zur Regelung der Wasserbilanz, welche entweder direkt oder in ihrer Steigerung als Epiphytenanpassungen aufgefaßt werden können.

Zunächst besitzen viele Epiphyten die Fähigkeit, in Zeiten großer Trockenheit vollkommen einzutrocknen, ohne aber dadurch abzusterben. Der erste Regenguß erweckt sie wieder zu voller Lebenstätigkeit. In der heimischen Flora gilt dies für zahlreiche epiphytische Flechten, Moose und Algen. So hat Schröder gezeigt, daß Exemplare von *Dicranum longirostre*, einem Laubmoose, welche zwei Jahre im Herbare gelegen waren, nach Befeuchtung wieder neue Sprosse austrieben. In ähnlicher Weise können tropische Epiphyten auch nach langer Zeit weitgehender Austrocknung aufs neue austreiben.

Eine geregelte Wasserbilanz setzt einerseits Organe voraus, die die Aufnahme des Wassers erleichtern, andrerseits solche, welche die allzu rasche Abgabe desselben erschweren bzw. das aufgenommene Wasser aufspeichern. Für Wasseraufnahme ist in verschiedenster Weise gesorgt. So bilden zahlreiche beblätterte Lebermoose dadurch kapillare Wasserbehälter, daß sie den Unterlappen ihrer zarten Blättchen in verschieden gestaltete kleine kapillare Wassersäckchen umwandeln (vgl. Bd. II, 1. Teil S. 238, Fig. 22). In manchen Fällen sind diese Wassersäckchen sogar durch Klappen verschließbar. Da diese Wasserbehälter begreiflicherweise von mikroskopischen Wassertierchen wie Rotatorien usw. gern aufgesucht werden, die manchmal nicht mehr den Ausweg finden, wurden diese Lebermoose ohne alle Berechtigung in den Verdacht des Tierfraßes gebracht. Ja man hat sogar in diesem häufigen Zusammenvorkommen eine Symbiose erblicken wollen.

Andere Epiphyten wie Orchideen und Araceen umgeben ihre Luftwurzeln mit einem ein- oder mehrschichtigen Zylindermantel aus luftführenden, mit feinen Löchern versehenen Zellen, „der sog. Wurzelhülle" (Velamen radicum). Durch die feinen Poren in den luftführenden Zellen wird ein kompliziertes System von Kapillarräumen geschaffen, welche das Wasser begierig aufsaugen (vgl. Bd. II, 1. Teil S. 140, Fig. 59). Daß es sich wenigstens in dieser Steigerung und Vollendung der Wurzelhülle tatsächlich um ein Anpassungsmerkmal handelt, geht daraus hervor, daß dieses Velamen den Wurzeln der Erdorchideen fast ausnahmslos fehlt.

Mit besonderem Raffinement hat es die auf die neue Welt beschränkte Familie der Bromeliaceen verstanden, Wasser nicht nur höchst ökonomisch zu sammeln, sondern auch durch äußerst zweckmäßig gebaute, nach Art kleiner Saugpumpen wirkende Saugschuppen aufzusaugen. In den Fällen vollendeter Anpassung wird das Wasser dadurch gesammelt, daß die eine Rosette bildenden Blätter mit ihren Blattbasen vollkommen wasserdicht aneinanderschließen und dadurch zahlreiche Zisternen bilden, aus denen nicht ein Tropfen verloren geht (Fig. 25). Bei anderen schließen sämtliche Blätter der Rosette derart seitlich zusammen, daß ein einziger becherförmiger Wasserbehälter zustande kommt. Wie prompt diese oft einen Liter fassenden Blattbecher als ständige Zisternen fungieren, geht daraus hervor, daß sie, wie Fritz Müller gezeigt

hat, eine eigene Fauna beherbergen, deren bestimmte Vertreter außerhalb derselben überhaupt nicht vorkommen. In diesen Zisternen werden nicht bloß Regenwasser, sondern auch vom Wind hineingewehte anorganische Bestandteile, herabfallende Rindenstückchen, Humus usw. aufgefangen. Sie sind also zugleich Wasser- und Nährstoffbehälter.

Wie bereits erwähnt, wird die Absorption des auf diese Weise aufgefangenen Wassers mit den darin gelösten Nährstoffen nicht durch die Wurzeln, sondern durch die neuerdings namentlich von Mez und Steinbrinck eingehend studierten (und im Band II, 1. Teil S. 122 beschriebenen) Saugschuppen besorgt. Dagegen fungieren die Wurzeln bloß als Haftorgane. Ihre Wasser- und Nährstoffaufnahme ist so verschwindend gering, daß sie im Vergleich zur Absorption durch die Saugschuppen praktisch gar nicht in Betracht kommt. Sie sind auch dementsprechend nur schwach entwickelt. Selbst bei den stattlichsten Arten dieser formenreichen Familie bedecken sie in der Regel rings um die Anheftungsstelle bloß ein Areal, das die Oberfläche der Hand kaum übertrifft. Um so fester sind sie dagegen an die Rinde angekittet, weshalb sich auch epiphytische Bromeliaceen nur schwer von ihrer Unterlage trennen lassen.



Fig. 25. Epiphytische Bromeliacee (Nidularium fulgens) mit Wasser sammelnden und absorbierenden Blattbasen. (Original.)

Daß diese Epiphyten die Wurzeln zur Wasserversorgung und Ernährung absolut nicht benötigen, hat Schimper durch folgende in ihrer Heimat angestellten Versuche gezeigt. Um jede Möglichkeit einer Wasseraufnahme durch die Wurzeln auszuschließen, wurden dieselben einfach abgeschnitten und der ganze die Wurzeln tragende Teil der Pflanze mit Kanadabalsam überzogen. Nicht begossene Exemplare starben je nach der Art nach wenigen Tagen oder einigen Wochen ab; von oben begossene Exemplare blieben dagegen während der ganzen Dauer der Versuche bis drei Monate vollkommen frisch und entwickelten sich weiter. Wurden bei welken Pflanzen bloß die Wurzeln begossen, so wurden sie nicht wieder frisch; ebenso hinderte das Begießen des Wurzelsystems frischer Pflanzen bei Trockenbleiben der Blätter keineswegs, daß sie bald welk wurden. Daß die Wurzeln der Bromeliaceen bloß Haftorgane sind, geht übrigens daraus hervor, daß Arten, welche über andere Befestigungseinrichtungen verfügen, überhaupt keine Wurzeln besitzen, wie die nach Art unserer Baumbartflechten wachsende, in den Tropen weitverbreitete *Tillandsia usneoides*, deren beblätterte, durch den Wind überallhin verbreitete Sprosse mit ihrer Basis irgendeine Stütze umwinden und so den nötigen Halt bekommen. Wie anspruchslos dieses wurzellose Kind der Luft ist, welches alle seine Lebensansprüche aus der Luft deckt, geht daraus hervor, daß diese Pflanze selbst auf Substraten ihr Leben fristet, wo es die kühnste Phantasie nicht für möglich hielte, wie auf Telegraphendrähten.

Aber auch diese so zweckmäßig fungierenden Einrichtungen der Bromeliaceen sind bloß in ihrem derzeit erreichten Höhepunkt epiphytische Anpassungen.

Denn diese formenreiche Familie umfaßt nicht nur normal sich ernährende Bodenpflanzen mit und ohne Schuppen, welch letztere aber hier häufig noch unbeweglich sind und bloß als Transpirationsschutz in Betracht kommen. Ihr gehören auch epiphytische rasenbildende Arten an, deren gesamte Blattflächen gleichmäßig mit beweglichen Absorptionsschuppen ausgestattet sind. Kurz, es gibt hier alle erdenklichen Übergänge, und der epiphytischen Lebensweise entsprechend sind bloß die in den Dienst des Transpirationsschutzes gestellten, ursprünglich unbeweglichen Schuppen zu beweglichen, physiologisch-anatomisch modifizierten Saugschuppen umgebildet worden. Hand in Hand damit ging die Zisternenbildung und Rückbildung der Leitungsbahnen in den Blättern der epiphytischen Formen.

Andere Epiphyten, wie verschiedene Araceen, haben die Aufgabe der Wasserversorgung wieder auf andere Weise gelöst. Wie Schimper, Went und der Verfasser zeigten, bilden sie zwei Arten von Wurzeln aus, Haftwurzeln und Nährwurzeln. Die Haftwurzeln haben in erster Linie die Aufgabe, die Pflanze am Stützbaum ausgiebig zu befestigen. Die Nährwurzeln dagegen wachsen aus der luftigen Höhe ihres Standortes senkrecht zur Erde herab, wo sie sich einwurzeln; sie sind es ausschließlich, welche der entwickelten Pflanze das nötige Wasser mit den darin gelösten anorganischen Nährstoffen zuleiten. Es liegt auf der Hand, daß diese beiden Wurzeltypen ihren verschiedenen Funktionen entsprechend verschieden gebaut sein müssen. Die anatomischen Untersuchungen haben diese Voraussetzung auch glänzend bestätigt. Die Haftwurzel dient bloß in der ersten Jugend des Epiphyten auch als Ernährungs-, später nur als Befestigungsorgan. Sie hat das oft sehr bedeutende Gewicht der erwachsenen Pflanze mit ihren Blättern, Blüten und Früchten zu tragen, wird also hervorragend auf Zugfestigkeit beansprucht. Gleichzeitig muß sie aber auch biegungsfest gebaut sein, da sie sonst dem Drucke des in die Dicke wachsenden Stützbaumes nicht widerstehen könnte. Die Nährwurzel hat wieder vor allem den sehr bedeutenden Leitungsansprüchen zu genügen. Ihr Bau setzt demnach eine mächtige Förderung des Leitungssystemes voraus. Durch ihre Einwurzelung im Boden werden aber die Nährwurzeln auch einer starken Zugspannung ausgesetzt. Sie muß demnach der doppelten Forderung gesteigerter Leitfähigkeit und Zugfestigkeit gewachsen sein. Bilden doch gerade die wie Seile straff gespannten Nährwurzeln der Araceen dem Urwaldpionier ein sehr unliebsames Bewegungshindernis. Auch physiologisch müssen sich beide Wurzeltypen verschieden verhalten.

Wie die Untersuchung gezeigt hat, ist auch der anatomische Bau gleichzeitig der klare Ausdruck der verschiedenen Arbeitsleistung der beiden Wurzelarten. Die Nährwurzel zeigt mächtige Förderung der Leitungsbahnen in Form der auffallenden weiten Gefäße und Siebröhrengruppen, bei gleichzeitiger Neigung zu starker Zerklüftung des Zentralstranges im Sinne der Auflösung derselben nach Art eines zugfesten Kabels. Bei der Haftwurzel tritt dagegen das Leitungssystem stark zurück; um so mächtiger ist dafür das mechanische Gewebe entwickelt, und zwar als biegungsfester Hohlzylinder um das zentrale, weniger widerstandsfähige Markgewebe, der zugleich durch

seinen gelappten Umriß die Auflösung in Stränge und damit den Kabeltypus zugfest gebauter Stämme zeigt (vgl. S. 582).

Bei der Darstellung der Wasserspeicherung sehen wir von den allbekannten an anderer Stelle besprochenen Xerophytenanpassungen ab und beschränken uns auf eine kurze Darstellung jener Einrichtungen, welche wenigstens in ihrer Steigerung ein Ergebnis der epiphytischen Lebensweise sind.

Als solche sind die bekannten „Luftknollen" der zahlreichen epiphytischen Orchideen zu erwähnen, in Speicherorgane umgewandelte Stammgebilde, welche den epiphytischen Vertretern dieser formengewaltigen Familie im nicht blühenden Zustande einen ziemlich einförmigen Habitus verleihen (Fig. 26). Diese Knollen sind übrigens nicht nur Speicherorgane für Wasser, sondern auch für plastische Baustoffe wie Stärke. In seltenen Fällen (wie bei der Aracee *Philodendron cannaefolium*) werden mit Schleim ausgekleidete innere Lufträume aufgeblasener Blattstiele als Wasserreservoire verwendet, wobei das Wasser an den Schleim gebunden wird. Auch alte als Assimilationsorgane nicht mehr in Betracht kommende Laubblätter werden manchmal nachträglich als Wasserspeicher für die jüngeren Blätter verwendet. Der Höhepunkt xerophytischer und zwar auf epiphytische Orchideen beschränkter Anpassung wird dadurch erreicht, daß die Pflanze auf das Blatt als Assimilationsorgan überhaupt verzichtet und ihre Assimilationstätigkeit ausschließlich grünen, häufig bandartig verbreiterten Assimilationswurzeln anvertraut. Die Blätter fehlen im entwickelten Zustande der Pflanze meist vollständig oder treten bloß in Form unscheinbarer, bald abfallender Schüppchen im Bereiche der Blütenregion auf. Die anatomisch und physiologisch dementsprechend gleichsinnig veränderte Wurzel ist zugleich Befestigungs-, Ernährungs- und Assimilationsorgan.



Fig. 26. Epiphytische Orchidee (Lycaste) mit Wasser speichernden „Luftknollen". (Original.)

Im Gegensatze zu den Epiphyten der Höhenregion leben oft Epiphyten an den unteren Teilen der Baumstämme zeitweise unter so günstigen Feuchtigkeitsbedingungen, daß für sie auch eine rasche Wasserableitung von Wichtigkeit sein kann. Auf eben so einfache als zweckmäßige Weise wissen sich in diesem Falle einige Orchideen zu helfen. Sie bilden sog. „Spritzblätter" aus. Das Blatt wird von einem überaus zarten, steifen, geradezu drahtartigen, federnd-elastischen Blattstiel getragen. Der geringste Anstoß, wie das Auffallen der Regentropfen, genügt, um das Blatt in lebhafte, zitternde Bewegung zu versetzen, wodurch ein Abspritzen des Wassers erfolgt (Fig. 27). Das Bild zeigt gleichzeitig auch, wie die Blätter ein schützendes Dach für die an ihrem Grunde entspringenden Blüten bilden. Andere Einrichtungen zur Regenwasserableitung zeigen wieder jene Epiphyten, die gleichzeitig ebenso großer Trocken-

heit wie übermäßiger Feuchtigkeit angepaßt sind. Wir finden solche Typen unter den Orchideen, Farnen und Cactaceen. Diese doppelte Anpassung an beide Extreme beruht einfach darauf, daß die im allgemeinen an Trockenheit angepaßten Vegetationsorgane (Stengel, Blätter) eine Form und Stellung angenommen haben, die ein rasches Abfließen überschüssigen Wassers begünstigt. In geradezu glänzender Weise finden wir dieses Prinzip mit den einfachsten Mitteln bei Vertretern der Orchideengattungen *Scuticaria, Brassavola, Octomeria, Leptotes* durchgeführt. Die fleischigen, mit reichem Wassergewebe ausgestatteten Blätter hängen senkrecht herab, sind stielrund, spitz zulaufend und häufig mit einer dem abfließenden Wasser als Führungsrinne dienenden Längsfurche versehen (Fig. 28). Infolge der geringen Benetzbarkeit dieser „Hängeblätter" ergießt sich bei andauerndem Regen ein ständiger Wasserstrahl von der Spitze des Blattes herab.

Humusbeschaffung. Die Schwierigkeit der Humusbeschaffung auf der dem Boden entrückten Unterlage hat notwendigerweise zu Anpassungen geführt, welche uns nur als volle und ganze Epiphytenerwerbungen verständlich sind. Auf relativ sehr einfache Weise wird diese Aufgabe von verschiedenen Orchideen (*Cyrtopodium-, Grammatophyllum*-Arten) gelöst. Sie bilden zwei Wurzeltypen aus, Haftwurzeln, welche die Pflanze befestigen, und reichverzweigte, senkrecht emporwachsende Nährwurzeln. Diese bilden vogelnestartige Wurzelanhäufungen, welche herabfallende Blätter, Rindenstückchen usw. auffangen und festhalten. Da der Humus oben zu liegen kommt, erweist sich das aufrechte Wachstum dieser „Nestwurzeln" als sehr zweckmäßig. Dasselbe erreicht der in den Tropen der alten Welt weit verbreitete Vogelnestfarn (*Asplenium nidus*) dadurch, daß seine kräftigen ungeteilten Blätter rings um den Stamm stehen und so eine Art Becher bilden, welcher ein sehr wirksames Sammelbecken für Humus, zugewehten Detritus aller Art, Blätter usw. bildet. Wie die chemischen Untersuchungen Dixons ergaben, besitzen die Blätter einen auffallend hohen Aschengehalt (über 12 Prozent), und der in dem Blattrichter gesammelte Humus enthielt fast 62 Prozent Sand.

Während in diesem Falle sämtliche Blätter gleichmäßig in den Dienst des Humussammelns gestellt sind, finden wir bei anderen Farngattungen wie *Polypodium* und *Platycerium* eine Arbeitsteilung innerhalb der Blätter durchgeführt. So bildet *Polypodium quercifolium* einerseits langgestielte, gefiederte Laubblätter, andrerseits viel kürzere, ungeteilte, bloß am Rande gelappte, mit kräftigen Nerven ausgestattete, konkave Blätter, welche sich dem Stamme des Stützbaumes eng anschmiegen und mit ihm eine Nische bilden (Fig. 29). Die Nische verwendet die Pflanze zum Aufsammeln des Humus. Die „Nischenblätter" fungieren bloß kurze Zeit als Assimilationsorgane; ihr grünes Gewebe stirbt frühzeitig ab und es bleibt bloß das mechanisch kräftig gebaute Nervengerüst übrig. In den in diesen Nischen aufgesammelten Humus entsendet der Farn seine Nährwurzeln. Bei der Gattung *Platycerium* fungieren die Nischenblätter überdies als Assimilationsorgane und Wasserspeicher, in anderen Fällen speichern sie als flache „Mantelblätter" Wasser und Humus und schützen gleichzeitig die Stammknospe.

Unter den Blütenpflanzen sammeln einige Orchideen (*Oncidium Limminghii*) und Araceen (*Pothos celatocaulis*) den Humus dadurch, daß sie ihre flach-

gedrückten Luftknollen resp. Blätter dem Stamme des Stützbaumes dicht anschmiegen und so zahlreiche Nischen bilden. Gleichzeitig finden in diesen Nischen die Wurzeln Schutz. Den Höhepunkt unter allen Einrichtungen zum Humussammeln finden wir unstreitig bei der von Vorderindien bis Australien verbreiteten Asclepiadacee *Dischidia Rafflesiana* erreicht. Die Pflanze ent-

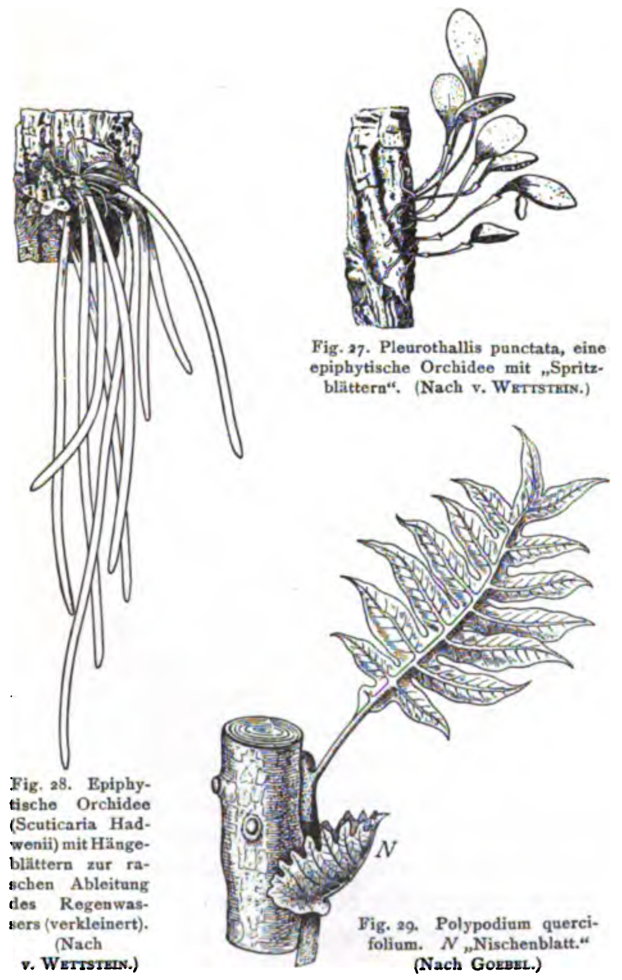


Fig. 27. Pleurothallis punctata, eine epiphytische Orchidee mit „Spritzblättern". (Nach v. Wettstein.)

Fig. 28. Epiphytische Orchidee (Scuticaria Hadwenii) mit Hängeblättern zur raschen Ableitung des Regenwassers (verkleinert). (Nach v. Wettstein.)

Fig. 29. Polypodium quercifolium. *N* „Nischenblatt." (Nach Goebel.)

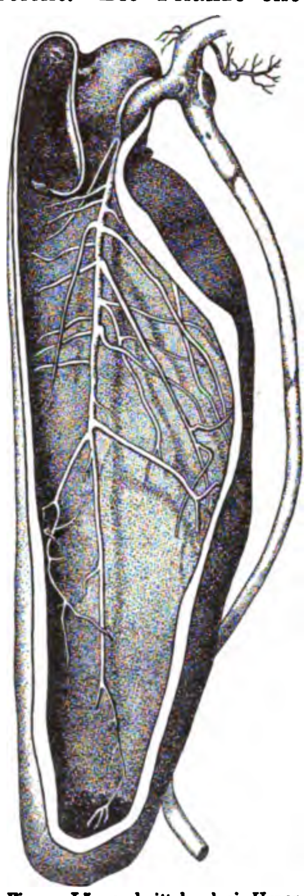


Fig. 30. Längsschnitt durch ein Urnenblatt von Dischidia Rafflesiana mit einer in dasselbe hineinwachsenden, der Ernährung dienenden Adventivwurzel. (Nach v. Wettstein.)

wickelt zwei Arten von Blättern, normale kleine, fleischige, flache Laubblätter und große krugförmige, herabhängende „Urnenblätter" (Fig. 30). Wie Treub auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, entspricht die konvexe Außenseite des Urnenblattes seiner Oberseite, die konkave Innenseite dagegen der Unterseite. Diese Urnenblätter lassen oben eine Öffnung frei, durch welche Regenwasser und Humus usw. in das Innere der Urne eindringen. In diese selbst gebildeten Blumentöpfe treibt die Pflanze zarte Adventivwurzeln, welche ihr die Nährstoffe des Urneninhaltes zuführen (Fig. 30). Die enge Mündung erschwert auch die Verdunstung des eingedrungenen Wassers und schützt die Wurzeln vor dem Austrocknen. Überdies ist die Transpiration eines derartigen

Urnenblattes geringer als die eines gleichgroßen, aber flächig ausgebreiteten Blattes. Schließlich nisten sich in diesen Urnen regelmäßig Ameisen ein deren Exkremente ebenfalls der Pflanze zugute kommen.

Schaden der Epiphyten für die Tragpflanze.

Die vorliegende Darstellung versuchte, einen Einblick in den interessanten Haushalt der Epiphyten zu geben. Wir haben gesehen, daß es die Epiphyten ganz ausgezeichnet verstehen, sich an dem von ihnen eroberten Standorte häuslich einzurichten. Wir haben aber vorläufig bloß die friedliche Seite dieser Lebensgemeinschaft kennen gelernt. Dieses Zusammenleben läuft jedoch für den Stützbaum nicht immer so glimpflich ab, daß der Epiphyt bloß die Rolle eines harmlosen Raumparasiten spielt. Ja häufig geht er nicht einmal über diese Rolle hinaus und fügt trotzdem dem Stützbaum mehr Schaden zu als mancher echte Parasit. Zunächst ist zu bedenken, daß es unter den Epiphyten nicht bloß Kräuter und Stauden, sondern auch Holzpflanzen gibt, wie die zahlreichen *Ficus*-Arten. Die Fülle epiphytischer Massenvegetation, welche mit ihrer Blüten- und Fruchtentfaltung sowie den angesammelten Humusmassen den Stützbaum beschwert, hat nicht selten zur Folge, daß selbst ein Teil seiner stärksten Äste unter dieser Last zusammenbricht. Auch bei aufrechten Stämmen wird die dichte Besiedelung für den Stützbaum häufig dadurch verhängnisvoll, daß sie nicht nur den nötigen Gasaustausch verhindert, sondern überdies durch ständige Ansammlung von Wasser und Humus die Fäulnis begünstigt. Dasselbe gilt ebenso für die Flechten- und Moospolster an den Baumstämmen unserer heimischen Voralpenwälder. Dazu kommt, daß in den Tropen die niederen Epiphyten, Flechten, Moose, Algen, keineswegs wie in unseren Gebieten sich darauf beschränken, die Stämme zu besiedeln, sondern häufig auch in dichtem Bestande Laubblätter überziehen. Dadurch geht dem Baum für seine Ernährung ein Teil seiner Assimilationsflächen verloren. Noch viel rücksichtsloser gehen die als „Baumwürger" berüchtigten *Ficus*- und *Clusia*-Arten vor. Sie begnügen sich nicht damit, den Stützbaum mit ihren kräftigen Haftwurzeln zu umklammern, sondern treiben an dessen Stamm entlang in großer Zahl mächtige Luftwurzeln, die allmählich verholzen, sich bandartig verbreitern und, nachdem sie eine entsprechende Dicke erlangt haben, schließlich seitlich miteinander verwachsen. So wird der Stamm des Stützbaumes von dem mächtigen Hohlzylinder der seitlich miteinander verwachsenen Luftwurzeln des Epiphyten buchstäblich erwürgt. Auf diese Weise entstehen förmliche, von den Epiphyten gebildete Röhren, welche, wie Martius erzählt, nicht selten 15 Fuß Höhe bei 1 Fuß Durchmesser erreichen. Die mächtige Entwicklung derselben geht daraus hervor, daß sie von den Indianern vielfach zur Erzeugung von Kähnen verwendet werden. Auch dieses Zusammenleben von Pflanze und Pflanze vollzieht sich mithin in dem schweren Daseinskampfe häufig auf Kosten des einen Komponenten, obwohl kein echtes Schmarotzertum dabei mitspielt.

Lianen (Allgemeines).

Der Kampf um das Licht auf engstem Raum hat noch einen zweiten Lebenstypus der Pflanzenwelt geschaffen, den der Kletterpflanzen oder Lianen. Noch mehr als bei den Epiphyten haben sich bei den Lianen alle geschichtlichen Entwicklungsstufen von der normal aufrecht wachsenden

Pflanze als Ausgangspunkt bis zu den höchstentwickelten Anpassungen erhalten. An Zeit zu dieser Entwicklung hat es ihnen auch nicht gefehlt. Denn ihre eigentliche Heimat sind die immergrünen tropischen Regenwälder, die keinen Stillstand der Vegetation kennen. Dank den klassischen Untersuchungen Darwins, Fritz Müllers, Treubs, vor allem Schencks sind wir über Bau und Leben der Lianen so gut unterrichtet, daß es nicht schwer fällt, ihre Hauptcharakterzüge herauszuarbeiten.

Im Gegensatze zu den Epiphyten wurzelt die Liane von allem Anfang an dauernd im Boden. Die diesem Typus zugrunde liegende Entwicklungstendenz besteht darin, durch möglichst ausgiebiges Längenwachstum der Triebe rasch in die Region des Lichtes hinaufzukommen. Das rasche Längenwachstum geht begreiflicherweise auf Kosten der Biegungsfestigkeit. Der Stamm ist nicht kräftig genug, die Blätter, Blüten- und Fruchtäste allein zu tragen. Er braucht verläßliche Stützen. Diesem Bedürfnisse entsprechen die mannigfachen Kletter- und Verankerungseinrichtungen, die in schier unerschöpflicher Formenfülle zur Ausbildung gelangen.

War bei den Epiphyten eine bestimmte Frucht- oder Samenbeschaffenheit unbedingte Voraussetzung für die Möglichkeit epiphytischer Lebensweise, so sind die Bedingungen für die Ausbildung kletternder Lebensweise bei den meisten höheren Pflanzen gegeben. Es ist daher auch nicht zu verwundern, daß die systematische Zugehörigkeit der Lianen ganz unverhältnismäßig vielfältiger als die der Epiphyten ist. Ja nach Schenck liefert ungefähr die Hälfte aller Phanerogamenfamilien wenigstens einige lianenartige Vertreter. In jenen Familien, welche keine Lianen enthalten, handelt es sich entweder um eine nach bestimmter Richtung einseitig angepaßte Organisation, die einen Übergang zu kletternder Lebensweise erschwert, wie bei den zahlreichen Wasserpflanzen, Saprophyten und Parasiten, oder eine für eine bestimmte Familie charakteristische Art des morphologischen Aufbaues läßt sich schwer mit kletternder Lebensweise vereinbaren. Man denke an die baumfarnähnlichen Cycadaceen, an die Schwertliliengewächse (Iridaceen) mit ihren reitenden Blättern und unterirdischen Rhizomen usw. Immerhin kennen wir eine größere Anzahl vollständig lianenloser Familien, bei welchen uns jeder Erklärungsgrund für diesen Mangel fehlt. Wie bei den Epiphyten müssen wir auch bei den Lianen von unzweideutigen Anpassungsmerkmalen jene Eigentümlichkeiten streng unterscheiden, welche als für die kletternde Lebensweise vorteilhaft einfach übernommen wurden.

Klettereinrichtungen. Spreizklimmer.

Die unterste Stufe der Lianen stellen die von Schenck als Spreizklimmer bezeichneten Typen dar. Es handelt sich hier um Pflanzen von normalem Habitus, welche im Geäste der Stützpflanzen mit langgestreckten Stengeln emporwachsen, indem sie mit spreizenden Seitenzweigen auf den sich darbietenden Stützen aufruhen, ohne sich hierbei aktiv zu befestigen. Die Verankerung im Stützgeäste wird häufig durch Ausbildung nach abwärts gerichteter Widerhaken, Dornen usw. wirksam verstärkt. Unter den einheimischen Vertretern gehören einige Labkrautarten hierher (*Galium aparine* u. a.). In den

Tropen ist dieser Typus vor allem durch die Kletterpalmen vertreten. Diese verankern sich entweder mit ihren schräg abstehenden, steifen Blattfiedern oder den sog. „Flagellen", rutenartigen Verlängerungen der Blattspindel, die mit quirlförmig angeordneten Widerhaken versehen sind.

Wurzelkletterer.

Auf einfachere Weise gelingt es den sog. „Wurzelkletterern", an ihren Stützbäumen oder an Felsen in die Höhe zu gelangen. Sie befestigen sich mit zahlreichen an der dem Substrate zugekehrten Seite ihres Stammes hervorsprießenden Haftwurzeln wie der Efeu, manche Begonien u. v. a. Der Ausgangspunkt dieses Typus dürften wohl Formen mit langgestreckten, am Boden hinkriechenden und daselbst einwurzelnden Stengeln gewesen sein, die gelegentlich höher emporwuchsen und ihre Nährwurzeln allmählich in Haftwurzeln umwandelten.

Windepflanzen.

Die verbreitetste Art des Kletterns zeigen die sog. Windepflanzen, und sie übertreffen auch an Zahl alle übrigen Typen. Mit seltenen Ausnahmen sind es ausschließlich die Stengel, und zwar die Langtriebe, welche die charakteristische Wachstumsbewegung des Windens besitzen. Sie wachsen der Richtung der Erdschwere entgegen, besitzen keine auffällige Reizbarkeit für Berührung mit festen Stützen und führen mit ihrer fortwachsenden Spitze die schon von Darwin eingehend studierte, kreisende Bewegung (Circumnutation) aus, die gewissermaßen ein Absuchen des Standortes nach einer Stütze bedeutet. Diese kreisende Bewegung bedingt im Verein mit dem gesteigerten Längenwachstum ein schraubenliniges Emporsteigen des Stengels an der Stütze, wobei die Stütze beim Aufsteigen in der Spirale entweder stets links (Linkswinder) oder rechts vom Stengel verbleibt (Rechtswinder). Die Winderichtung ist für jede Art, ja für ganze Familien vollkommen konstant, durch äußere Faktoren absolut nicht beeinflußbar und beruht auf uns unbekannten inneren Ursachen. Dadurch, daß die sehr rasch fortwachsenden Stengelspitzen der Blattentfaltung vorauseilen, bleiben sie von allem unnötigen Ballast frei und kommen um so rascher in die erstrebte Region des Lichtes, wo sie zur Entwicklung der Blätter, Blüten und Früchte schreiten. Wie bei den Spreizklimmern wird auch bei den Windern die Befestigung des windenden Stammes am Stützbaum häufig durch Ausbildung von Warzen, Stacheln, ankerförmigen Kletterhaaren wie beim Hopfen usw. wesentlich erleichtert. Die interessante rein physiologische Seite des Windens findet an anderer Stelle dieses Werkes ausführliche Berücksichtigung (vgl. d. Artikel „Physiologie des Wachstums" in dem von Haberlandt und Rubner redigierten Bande „Physiologie und Ökologie" der Kultur der Gegenwart).

Nicht immer verläuft das Zusammenleben von Stützbaum und Schlingpflanze so friedlich, wie es auf den ersten Blick aussieht. Bisweilen spielt sich ein harter Kampf auf Leben und Tod ab, aus dem entweder der Stützbaum oder die Liane als Sieger hervorgeht. Das Dickenwachstum des Stützbaumes übt schließlich einen bedeutenden Zug auf den Stamm der Liane aus. Diese wird dadurch der Stütze dicht angepreßt, abgeplattet, seitlich umwallt, ja sogar streckenweise ganz in das Holz des Stützbaumes eingeschlossen. Dies hat

meist Zerreißen des Lianenstammes und damit den Untergang der Liane zur Folge, wie häufig bei unserem heimischen Geißblatt (*Lonicera periclymenum*) zu beobachten ist. So bildet Hildebrand einen von einer Birke umwallten Lonicerastamm ab, welcher im sechsten Jahre nach vollständiger Umwallung zum Absterben kam. Während in diesem Falle der Stützbaum Sieger blieb, kann umgekehrt auch die Liane ihren Stützbaum durch Erwürgen töten, wie der in Nordamerika vorkommende *Celastrus scandens* u. a.

Rankenpflanzen.

Den Höhepunkt der Anpassung an die kletternde Lebensweise haben unstreitig die als „Rankenpflanzen" bezeichneten Lianen erreicht. Ihr Kletterorgan par excellence wird durch die Ranke repräsentiert. Es sind dies bei vollendetster Ausprägung dünne, lange, gegen Berührungsreize hochgradig empfindliche, mit ihren Spitzen regelmäßig kreisende Kletterorgane verschiedenster Herkunft. Die Berührung derselben mit einer Stütze genügt der Ranke, um sich an dieser durch Einkrümmung oder Umrankung zu verankern, wobei die Empfindung der Berührung in vielen Fällen durch eigene Sinnesorgane vermittelt oder erleichtert wird.

Die Ranken können ihrer morphologischen Herkunft nach aus Blatt- oder Stengelorganen hervorgegangen sein, Blatt- oder Achsenranken sein. Im einfachsten Falle sind bloß bestimmte Teile des sonst normalen Blattes reizbar und übernehmen die Funktion der Ranke, so die Blattspreite (*Fumaria*), Blattspitze (*Gloriosa*), der Blattstiel (*Clematis*, *Nepenthes*) usw. Bei den auf höherer Stufe stehenden Blattrankern dagegen ist das ganze Blatt in eine meist verzweigte Ranke umgewandelt und demgemäß auch anatomisch und physiologisch weitgehend umgebildet. Dies gilt z. B. für die in Ranken verwandelten Blattfiederchen der Schmetterlingsblütler wie der Wicke, Erbse, Linse usw. Ähnlich verhalten sich die Achsenranken. Im einfachsten Falle handelt es sich auch hier um sonst normale Achsengebilde, deren Anfangsglieder noch normal beblättert, aber bereits reizbar sind, deren Endglieder jedoch bereits blattlose Zweigranken darstellen (*Securidaca*). Andere wie die sog. „Hakenkletterer" klettern wieder mit Haken, welche aus Zweigdornen (wie bei *Olax*) oder aus umgebildeten Blütenstandsstielen hervorgegangen sind (*Strychnos*-Arten). In beiden Fällen sind diese Kletterhaken reizbar und krümmen und verdicken sich nach Berührung der Stütze durch nachträglichen Holzzuwachs. Noch wirksamer sind die sog. „Uhrfederranken", dünne, in einer Ebene mehr oder weniger uhrfederartig eingerollte, bald hart werdende Ranken, in denen sich die Stützen leicht fangen (*Bauhinia*, *Serjania*). Sie sind ebenfalls gegen Berührungsreize sehr empfindlich, krümmen sich nach Berührung mit einer Stütze stark ein und verdicken sich nachträglich. Den vollendetsten Typus der Achsenranken stellen schließlich die dünnen Fadenranken dar, wie sie uns in den klassischen Modellen der Ranken des Weinstockes und seiner Verwandten, der Passionsblumen und Kürbisgewächse entgegentreten. Es sind dies meist verzweigte, für Berührungsreize im höchsten Grade empfindliche, meist mit ihren Spitzen kreisende, vielfach lichtscheue Fadenranken, welche entweder die Stütze umwickeln oder sich an ihr mittels Haftscheiben befestigen. Nach

der Befestigung rollen sie sich im unteren freien Teile spiralig ein und sichern so eine elastisch federnde Verbindung zwischen der Kletterpflanze und ihrer Stütze.

Anatomische Anpassungen der Lianen.

Schon diese flüchtige Betrachtung des äußeren Baues hat gezeigt, daß die Lebensform der Lianen in ihren zahlreichen Vertretern verschieden hohe Stufen der Vollendung körperlicher Anpassung an das Emporklimmen zum Lichte darbietet. Ebenso klar muß sich naturgemäß die abweichende Lebensweise der Kletterpflanzen im inneren Bau ihres Stammes widerspiegeln, der wie kein zweites Organ beim Klettern in Mitleidenschaft gezogen wird. Wie ganz anders ist auch die Beanspruchung eines windenden Hopfenstengels oder eines mit seinen Ranken befestigten Weinstengels als die eines aufrechten Eichenstammes! Dieser hat die Last der Krone zu tragen und den Stürmen zu trotzen, die ihn in Gefahr bringen, abzuknicken. Er wird also auf Säulen- und Biegungsfestigkeit beansprucht. Ganz anders die Liane. Nur in der ersten Zeit seines Längenwachstums, wo der emporstrebende Stamm noch keine Stütze erreicht hat, braucht er biegungsfest zu sein. Hat er sich aber an einer Stütze emporgewunden oder mit Ranken befestigt, so ist die Biegungsfestigkeit keine Lebensfrage mehr. Klettert die Pflanze als Winder empor, so bedingen die spiralige Umschlingung und das Dickenwachstum des Stützbaumes eine gesteigerte Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit. Dasselbe gilt für einen mit Ranken verankerten vom Winde direkt oder durch die bewegten Stützen hin und her gezerrten Lianenstamm. Leichter haben es die Wurzelkletterer, deren durch Haftwurzeln an die Stütze unbeweglich befestigter Stamm von gesteigerter mechanischer Beanspruchung meist verschont bleibt. Im wesentlichen dasselbe gilt für die Spreizklimmer. Von diesen abgesehen steht also das Gros der Lianenstämme unter dem Zeichen hervorragender Beanspruchung auf Zugfestigkeit.

Diese einseitig gesteigerte Inanspruchnahme findet auch in den zahlreichen gerade die vollendetsten Lianentypen charakterisierenden Holzanomalien ihren klaren anatomischen Ausdruck. Denn alle diese auf verschiedenste Weise zustande kommenden Abweichungen vom normalen Holzbau zielen schließlich bloß darauf hin, den Stämmen die ihrer Beanspruchung entsprechende Kabelstruktur zu geben, erzielt durch eine mehr oder weniger ausgiebige Zerklüftung des Holzkörpers bei reicher Entwicklung des zartwandigen Holzparenchyms. Auf eine Charakteristik der zahllosen, namentlich von Schenck eingehend dargestellten Konstruktionsvarianten muß ich hier verzichten. Aber mit der kabelartigen Auflösung des Holzkörpers in eine Anzahl zugfester Stränge allein sind noch nicht alle Anforderungen erfüllt, die das Leben als Liane an den Stamm stellt. Die Zuleitung der notwendigen Nährstoffe über die weiten Strecken, welche die in die höchsten Stützbäume emporkletternden Stämme zurücklegen, verlangt eine mächtige Förderung der Leitungsbahnen namentlich von jenem Zeitpunkte an, wo die Seitentriebe bereits die reichlich wasserabgebenden Blattorgane entwickelt haben. In vollem Einklange hiermit steht die auffallende Gefäßweite der tropischen Regenwaldlianen, welche

durchschnittlich 0,2 bis 0,3 mm, im Maximum selbst 0,7 mm beträgt, im Gegensatz zu 0,03—0,05 mm durchschnittlicher Normalweite. Diese weiten Gefäße bedeuten nicht nur eine wesentliche Erleichterung des Wassertransportes, sondern auch ausgiebige Wassermagazine, aus denen die Gefäße mit engerem Lumen im Bedarfsfalle ihr Leitungswasser beziehen. Im Gegensatze zu den vollendet angepaßten Lianenvertretern fehlen die erwähnten Anomalien in deutlicher Ausprägung bei den Spreizklimmern und Wurzelkletterern. Ja bei den ersteren ist der Stamm nicht selten so schwach gebaut, daß er sich aus eigener Kraft nicht aufrecht erhalten könnte, z. B. bei dem erwähnten Labkraute (*Galium aparine*). So spiegelt sich wie bei den Epiphyten auch im Gesamtbau der aus dem Zusammenleben von Pflanze und Pflanze entstandenen Lebensform der Lianen ein Stück Geschichte ihres Strebens zum Lichte wider.

Eine Fülle mehr oder weniger inniger Lebensgemeinschaften ist an unserem geistigen Auge vorübergezogen. Wir sahen harmlosen Raumparasitismus und dauernde Lebensvereinigung, gestimmt auf Leistung und Gegenleistung mit gegenseitiger Förderung. Aber auch hier fiel nicht selten der unverhältnismäßig größere Vorteil aus dem Zusammenleben dem einen Komponenten zu, und dieser Zustand zeigte sich mit den Fällen reinen Schmarotzertums durch alle erdenklichen Übergänge verbunden. Ja vielfach ergab die nüchterne Vertiefung in das Studium so mancher sehr mutualistisch anheimelnden „Symbiose" bloß rücksichtslose Ausbeutung eines Genossen durch den anderen. Die oben ausführlich beschriebenen „Ameisenpflanzen", die Gallenbildungen sind lehrreiche Beispiele hierfür.

Echter Parasitismus.

Wir sind damit beim Endstadium, dem reinen Schmarotzertum oder echten Parasitismus angelangt, einem Zusammenleben zweier Organismen, aus dem nur der eine Lebensgenosse auf Kosten des anderen Nutzen zieht. Verstehen wir doch unter Parasitismus seit jeher eine Vereinigung zweier Lebewesen, deren eines dem anderen einen Teil oder den Gesamtbedarf seiner zur Lebenserhaltung nötigen Nahrung entnimmt. Schon aus dieser Begriffsbestimmung geht klar hervor, daß uns auch hier zahlreiche Stufen gradueller Ausprägung entgegentreten müssen. Ich beschränke mich hier naturgemäß auf eine kurze Charakteristik des pflanzlichen Parasitismus.

Zwei Hauptetappen des Parasitismus finden in der Gegenüberstellung der Halbschmarotzer (Hemiparasiten) und Ganzschmarotzer (Holoparasiten) ihren sprachlichen Ausdruck. Vergegenwärtigen wir uns den Kampf um die Nährsalze, den die vielen Tausende von Wurzeln unter der grünen Pflanzendecke eines dichten Wiesenbestandes im stillen miteinander auszukämpfen haben! Nach allen Richtungen wird die Humusschicht von den mit einem chemischen Spürsinn ausgestatteten Wurzelhaaren abgesucht. Da ist es keineswegs zu verwundern, wenn der Kampf um die Lebenserhaltung eine oder die andere grüne Pflanze dazu verleitete, sich in ihrem Nährsalzhunger an den benachbarten Wurzeln anderer Pflanzen zu vergreifen und sich aus ihnen das zu holen, was diese ihr aus dem Boden vorweggenommen haben. Handelt es sich hier auch bloß um rohe Nährsalzlösungen und keineswegs um durch die Wirt-

pflanze irgendwie vorgebildete Nährstoffe, so ist damit der erste entscheidende Schritt zum Schmarotzertum getan; der Halbparasit, Nährsalzparasit ist fertig. Besonders einleuchtend als Ausgangspunkt für diese Art des Parasitismus erscheint unter Umständen epiphytische Lebensweise. Man denke an die Schwierigkeit der Wasserversorgung eines Epiphyten, der noch nicht über eine der oben besprochenen Wasserschutzeinrichtungen verfügt, und wird begreifen, daß die Überpflanze einen Anschluß an den Nährsalzstrom ihrer Unterlage zu gewinnen trachtet. Für die Entstehung des Parasitismus unserer heimischen Leimmistel wurde auf diese Möglichkeit bereits von verschiedenen Autoren hingewiesen.

Der Typus der grünen Halbschmarotzer ist im Bereiche der heimischen Flora durch eine Reihe zum Teil sehr verbreiteter Wiesenpflanzen wie Augentrost (*Euphrasia*), Klappertopf (*Alectorolophus*), Wachtelweizen (*Melampyrum*), *Bartschia*, *Tozzia* vertreten. Diese bieten ein um so höheres Interesse, als sie innerhalb desselben Verwandtschaftkreises alle erdenklichen Übergangsstadien von unzweideutigem Nährsalzparasitismus mit stärkerer oder schwächerer eigener Assimilationstätigkeit bis zu vollständigem Holoparasitismus repräsentieren. Dank der sorgfältigen experimentellen Untersuchungen Heinrichers sind wir gegenwärtig über den Grad ihres Parasitismus so gut unterrichtet, daß wir uns ein klares Bild ihres Verhältnisses zu den Wirtpflanzen machen können.

Die niedrigste Stufe repräsentieren jene Augentrost- und Wachtelweizenarten, welche selbst ohne Wirtpflanze, wenn auch in schwächlicheren Exemplaren, auf Grund ihrer eigenen Assimilationstätigkeit bis zur Blütenbildung gelangen können. Die übrigen Arten dieser Gattungen sowie die Klappertopfarten sind zwar auf Nährsalzparasitismus für ihr Fortkommen direkt angewiesen, aber durch kräftige eigene Assimilationstätigkeit in den Stand gesetzt, die so gewonnene anorganische Nahrung im Lichte in die Baubestandteile ihres Körpers umzusetzen. Im Einklange hiermit steht auch ihr gesteigertes Lichtbedürfnis. In höherem Grade abhängig vom Bezuge plastischer Nahrung ist *Bartschia*, welche bereits eine deutliche Rückbildung der Wurzelhaare, also derjenigen Organe aufweist, die bei sich selbständig ernährenden Pflanzen die Nährsalzaufnahme bewerkstelligen. *Tozzia* hat nur noch geringes Lichtbedürfnis und zeigt bereits Rückbildung des Assimilationsgewebes ihrer Laubblätter. Sie leitet zur fast farblosen, jeder eigenen Assimilationstätigkeit entbehrenden Schuppenwurz (*Lathraea*) hinüber, welche ihren Gesamtbedarf an vorgebildeter Nahrung der Wirtpflanze entnimmt, daher ein echter Holoparasit ist. Aber selbst dieser Holoparasit repräsentiert sich immerhin noch als unzweideutige Blütenpflanze mit beblättertem Stamm, wenn auch die bleichen, blaßroten Blätter schon auf Schuppen reduziert sind. Hat hier die ausschließlich parasitische Lebensweise bereits zu weitgehenden Veränderungen im Bau und Chemismus des Schmarotzers geführt, so geht die Gesamtumbildung desselben bei den einem anderen Verwandtschaftskreis angehörenden tropischen Rafflesiaceen noch viel weiter. Hier hat der Schmarotzer in seinen vegetativen Organen

den Bau einer beblätterten Blütenpflanze bereits gänzlich aufgegeben. Der im Wirtgewebe lebende, die Nahrung aufnehmende Teil der berühmten, auf den indischen *Cissus*-Arten schmarotzenden *Rafflesia* besteht nur mehr aus zahlreichen verzweigten Zellfäden oder Zellplatten, deren Um und Auf die Absorption der durch die Wirtpflanze vorgebildeten Nahrungsstoffe ist. Diese Zellfäden sehen den Saughyphen parasitischer Pilze zum Verwechseln ähnlich. Erst wenn sich der Schmarotzer zum Blühen anschickt und seine Riesenblüten entfaltet, verrät er seine wahre Natur einer durch Schmarotzertum bis zur Unkenntlichkeit rückgebildeten Blütenpflanze.

Physiologische Rassen von Schmarotzern.

Auch der gesamte Chemismus des Schmarotzers schmiegt sich häufig der Ausnutzung seines Wirtes derart an, daß ihm schließlich nur mehr eine bestimmte Art von Wirtpflanzen oder eine dieser verwandtschaftlich nahestehende Art zusagt; andere verschmäht er. So hat die einseitige Gewöhnung gewisser Parasiten an bestimmte Wirtpflanzen zur Entstehung sog. „physiologischer Rassen" geführt, d. h. mit unseren optischen Hilfsmitteln morphologisch nicht unterscheidbarer Rassen, welche jedoch ausschließlich bloß ganz bestimmte Wirtpflanzenarten befallen. Ein klassisches Beispiel sind die von Eriksson näher studierten Getreiderostpilze mit Spezialrassen auf Korn, Weizen, Hafer und anderen Gräsern sowie die Mistelrassen (Tubeuf, Heinricher). Unsere Leimmistel findet sich bekanntlich nicht nur auf zahlreichen Laubhölzern, sondern auch auf Nadelhölzern (Kiefer und Tanne). Die beiden ausschließlich Nadelhölzer bewohnenden Rassen sind in manchen Gegenden bereits derart an ihren Wirt angepaßt, daß sie sich wenigstens auf die Gattung beschränken. So gelang es Heinricher leicht, die Kiefernmistel von der Waldföhre auf die Schwarzföhre zu verpflanzen, dagegen nicht auf Tanne und Fichte. Umgekehrt ließ sich die Tannenmistel weder auf Kiefer noch auf Fichte, ebensowenig auf Laubhölzer übertragen, ist jedoch mit Leichtigkeit auf der kaukasischen Nordmannstanne (*Abies Nordmanniana*) aufzuziehen, welche sie normalerweise kaum je besiedelt hat, auf der sie aber trotzdem ohne Gewöhnung sofort festen Fuß faßt. Auch unter den Laubholzmisteln ist, wenn auch in schwächerem Grade, eine Spezialisierung nachweisbar. So ist bei der Lindenmistel die Bevorzugung der Linde direkt auffallend, der Übergang auf die Hasel leicht, auf Spitzahorn schwieriger zu erzielen; auf Pappel gelang er überhaupt nicht.

Die bisherige Darstellung der Ausbeutung des Wirtes durch den Schmarotzer hat uns vor die fertige Tatsache des siegreichen Eindringens des Parasiten in den Organismus der Wirtpflanze gestellt. Wir müssen daher mit Recht die Frage aufwerfen, ob der Parasit in der Regel so ganz ohne Widerstand seitens seines Opfers sein Ziel erreicht, oder ob und wie sich der Organismus der Wirtpflanze gegen seinen Ausbeuter zu wehren sucht. Leider liegen über diese für das Verständnis des Lebenskampfes der Pflanze so wichtige Frage nur spärliche Beobachtungen vor. Aber auch die wenigen gesicherten Tatsachen verdienen Erwähnung, weil sie uns zeigen, daß auch der Wirtorganismus sich häufig mit größerem oder geringerem Erfolge zur Wehr setzt.

Schon die oben besprochene endotrophe Mykorrhiza ist eigentlich ein in gegenseitigem Kampfe zwischen Blütenpflanze und Pilz errungener Gleichgewichtszustand. Die Kenntnis weiterer Einzelheiten dieses Kampfes verdanken wir den Untersuchungen v. Guttenbergs, welcher die Entwicklung parasitischer Pilzgallen eingehend studierte. Als Abwehrmaßregeln des Wirtes gegen den Pilz ließen sich folgende Erscheinungen nachweisen: Anlagern des Kernes der Wirtpflanze an die Fortpflanzungszellen (Sporen) des Pilzes, Einschluß der Pilzfäden in Zellulosescheiden, welche im Inneren der Wirtzelle gebildet werden und die Pilzhyphe vom übrigen Protoplasten abgrenzen. Der Pilz sucht seinerseits die Zellulosescheide aufzulösen, der Wirtorganismus dagegen neue Zellulosescheiden zu bilden. Neuerdings hat Heinricher gezeigt, daß sukkulente Wirtpflanzen, wie manche Kakteen (*Opuntia*-, *Cereus*-Arten) mit der Leimmistel einen verzweifelten und oft auch siegreichen Kampf führen, indem sie das Eindringen des Schmarotzers durch reichliche Korkbildung zu verhindern trachten und bisweilen auch tatsächlich verhindern. Dasselbe hat in jüngster Zeit Brown für die Wirtpflanze der schmarotzenden Blütenpflanze *Rafflesia manillana* nachgewiesen.

Ich bin damit am Schlusse meiner Darstellung angelangt. Möge es ihr gelungen sein, zu zeigen, daß die belebte Natur dauernd unter dem Zeichen des Kampfes steht, und daß die Lebensgemeinschaft nicht nur diesen Kampf erleichtert, sondern auch den Keim zu neuen Entwicklungsmöglichkeiten in sich birgt.

Literatur.

ESCHERICH, K., Die pilzzüchtenden Termiten. Biolog. Zentralblatt 1909.

v. FABER, F. C., Das erbliche Zusammenleben von Bakterien und tropischen Pflanzen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik 1912.

FIEBRIG, K., *Cecropia peltata* und ihr Verhalten zu *Azteca*. Biolog. Zentralblatt 1909.

GUILLIERMOND, A., Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zelle und ihre Verwandlung in Plastiden. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1914.

HABERLANDT, G, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Auflage. Leipzig 1909.

HEINRICHER, E, Die Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen. Jena 1910.

HUBER, J., Die Koloniegründung von *Atta sexdens*. Biolog. Zentralblatt 1905.

v. IHERING, H., Die Cecropien und ihre Schutzameisen. Engler's Jahrbüch. 1907.

JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Auflage. Jena 1913.

KÜSTER, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

—, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.

LUDWIG, F., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.

NEGER, F. W., Mehrere Arbeiten über Ambrosiagallen und Ambrosiapilze in den Berichten der deutsch. bot. Gesellsch. 1908—11.

NUSSBAUM-KARSTEN-WEBER, Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Leipzig 1914.

OES, A., Über die Assimilation des freien Stickstoffes durch *Azolla*. Zeitschr. f. Botanik 1913.

OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen. II. Jena 1905.

PORSCH, O., Die Anatomie der Nähr- und Kraftwurzeln von *Philodendron Selloum*. Ein Beitrag zur Biologie der Epiphyten. Denkschr. d. Wiener Akademie Mathemat.-naturwiss. Kl. 1911.

SCHMIDT, E. W., Pflanzliche Mitochondrien. Progressus rei botanicae. Jena 1913.

v. WETTSTEIN, R., Vegetationsbilder aus Südbrasilien. Wien 1904.

HYDROBIOLOGIE.
(SKIZZE IHRER METHODEN UND ERGEBNISSE.)

Von

P. Boysen-Jensen.

Die Aufgabe der Hydrobiologie bildet das Studium der Lebensbedingungen und Lebenserscheinungen der Pflanzen- und Tiergesellschaften des Wassers. Die Hydrobiologie ist als Wissenschaft betrachtet noch ziemlich jung, ein Kind der letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts, und hat sich in engem Zusammenhang mit der Hydrographie, der Lehre von den physikalisch-chemischen Verhältnissen des Meeres und der Binnengewässer, entwickelt. Die älteren Untersuchungen (O. F. Müller, E. Forbes, M. Sars) beschäftigten sich hauptsächlich mit dem Pflanzen- und Tierleben in kleineren Meerestiefen. Die wissenschaftliche Erforschung der Ozeane beginnt mit der Aussendung der englischen „Challenger"-Expedition, die unter Wywille Thomsons Leitung von 1873—1876 den Atlantischen und Stillen Ozean mehrmals durchquerte. Ein beinahe unübersehbarer Reichtum von Beobachtungen über Temperaturverhältnisse, Bodenablagerungen usw. und die Kenntnis einer ganz neuen Tierwelt, der Tiefseefauna, war das Ergebnis dieser Expedition. Der Challengerexpedition folgten viele andere Tiefseeexpeditionen. Wir erinnern an die deutsche „Valdivia"-Expedition unter Chuns Leitung (1898—1899), die dänische „Ingolf"-Expedition und eine stattliche Reihe anderer Expeditionen, darunter auch einige, die mehr spezielle Zwecke, z. B. das Studium des Planktons, verfolgten.

Wissenschaftliche Expeditionen.

Außer durch Expeditionen ist das wissenschaftliche Studium der Hydrobiologie besonders durch Errichtung biologischer Stationen gefördert worden. Die erste größere biologische Station wurde 1874 in Neapel auf Anregung von Anton Dohrn errichtet. Dieser biologischen Station folgten später viele andere (z. B. die französische in Roscoff, die norwegische in Dröbak usw.). Außerdem ist gegenwärtig eine Reihe süßwasserbiologischer Laboratorien in Tätigkeit. Der Begründer der Seenforschung (Limnologie) ist F. A. Forel, der dem Genfer See eine weitgehende Untersuchung widmete.

Wissenschaftliche Laboratorien.

Die Hydrobiologie steht in naher Beziehung zu einer Reihe von Fragen praktischer Natur. Um dieser Seite der Hydrobiologie gerecht zu werden, sind nach und nach verschiedene biologische Stationen errichtet worden. Wir nennen z. B. die deutsche biologische Station in Kiel und auf Helgoland, die englische in Plymouth, die dänische in Nyborg und mehrere norwegische Stationen. 1902 wurde auf Anregung von O. Pettersson von den Nord- und Ostsee-

Wissenschaftlich-praktische Laboratorien und Institute.

staaten ein internationales Institut errichtet, dessen Aufgabe es ist, wissenschaftlich-praktische Fischereiuntersuchungen zu treiben.

Die Pflanzengesellschaften.

I. Die Pflanzengesellschaften

des Wassers kann man nach Warming in folgender Weise einteilen:

A. Frei im Wasser schwebende Pflanzen:
    1. das Plankton.
B. Festsitzende Pflanzen (Benthospflanzen)
    a) an Steinen oder Felsen festsitzend:
        2. die Algenformationen;
    b) in losem Boden wurzelnd:
        3. Formationen der Seegräser (im Salzwasser) und der Littoralgewächse der Binnengewässer.

Definition des Begriffes Plankton.

1. Das Plankton. In den oberen Wasserschichten finden sich sowohl im Meere als auch in den Binnengewässern zahlreiche, mikroskopisch kleine Organismen, die entweder keine oder jedenfalls nur geringe Beweglichkeit besitzen und daher passiv im Wasser umhertreiben. Aber auch lebloses Material kommt in reichlicher Menge schwimmend im Wasser vor. Alles dies faßt man nach Hensen unter dem Namen Plankton zusammen.

Methodik der Planktonuntersuchungen.

Die Methodik der Planktonuntersuchungen ist namentlich von Hensen ausgearbeitet worden. Mit feinen Netzen von Seidengaze, die durch das Wasser geschleppt werden, wird das Wasser filtriert, wobei das Plankton im Netze zurückgehalten wird; die Zusammensetzung des Planktons wird dann durch mikroskopische Zählungen ermittelt. Spätere Untersuchungen haben ergeben, daß nur ein Teil der Planktonorganismen im Netze zurückgehalten wird. Um den vollständigen Gehalt des Wassers an Plankton zu ermitteln, wird das Wasser zentrifugiert, wobei alle Planktonorganismen sedimentiert werden.

Zusammensetzung des Planktons.

Zusammensetzung des Planktons. Eine nähere Untersuchung des Planktons zeigt, daß man folgende drei Bestandteile unterscheiden kann: 1. die Planktonpflanzen, 2. die Planktontiere (die später erwähnt werden), 3. den Detritus. — Die Planktonpflanzen sind alle mikroskopisch kleine Organismen. Das Plankton des Meeres wird hauptsächlich von Diatomeen (Kieselalgen) und Peridineen gebildet. Beide Gruppen sind einzellige Organismen, die mit braun gefärbten oder gelben Chromatophoren ausgestattet sind. Die Diatomeen sind von zwei, oft sehr fein skulpturierten Kieselschalen, die zusammen eine Schachtel bilden, umschlossen; die Peridineen sind von einer Zellulosemembran umgeben. Auch in dem Plankton der Binnengewässer spielen die genannten Gruppen eine bedeutende Rolle; daneben kommen aber auch verschiedene andere Organismen, z. B. blaugrüne Algen, häufig vor. — Der dritte Bestandteil des Planktons, der Detritus, besteht aus leblosem, organischem oder anorganischem Material; der anorganische Teil des Detritus, aus feinen Lehm- und Sandpartikeln gebildet, rührt wohl hauptsächlich von den Ufern her; der organische Teil des Detritus besteht aus den fein zerteilten Resten der Uferpflanzen und Planktonorganismen.

Lebensbedingungen des Planktons.

Lebensbedingungen des Planktons. Die Mehrzahl der Planktonpflanzen ist mit Chlorophyllkörnern ausgestattet und vermag ganz wie die höheren, grünen Pflanzen sich von rein anorganischem Material (Kohlensäure, Nitraten usw.) zu ernähren. Die Assimilation der Kohlensäure ist vom Lichte bedingt, und die Planktonpflanzen sind daher in tiefen Gewässern nur in den oberen Schichten vorhanden. Im Atlantischen Ozean z. B. findet sich die maximale Planktonmenge von der Oberfläche bis zu einer Tiefe von ca. 100 m. — Wie schon gesagt, spielt bei den Planktonorganismen das aktive Bewegungsvermögen eine sehr kleine Rolle. Da das spezifische Gewicht der Planktonorganismen meistens größer als das spezifische Gewicht des Wassers ist, werden die Organismen langsam im Wasser untersinken. Es ist daher für die Organismen von großer Bedeutung, daß die Geschwindigkeit dieser Fallbewegung so klein wie möglich ist. Nun wird die Fallgeschwindigkeit durch ein großes Querschnittsprofil verkleinert; tatsächlich läßt es sich auch nachweisen, daß viele Planktonorganismen mit einer ziemlich großen Körperoberfläche ausgestattet sind.

Die Menge der Planktonorganismen

Die Menge der Planktonorganismen wird meistens durch mikroskopische Zählungen ermittelt. Um einen Begriff der Menge des Pflanzenplanktons zu verschiedenen Jahreszeiten zu geben, sei hier eine Untersuchungsreihe von Brandt über das Plankton in der Kieler Föhrde angeführt. Es wurde die Menge der Planktonpflanzen unter $^1/_{12}$ m² Meeresoberfläche ermittelt, und außerdem wurde durch chemische Analysen der Gehalt an organischer Trockensubstanz bestimmt.

Monate:	Februar	März	April	Mai	August	Septbr.	Oktbr.	Novbr.
Diatomeen. . . . (Anzahl in Millionen)	2.9	3173	337	1	0.3	137	4.5	1
Peridineen. . . . (Anzahl in Millionen)	2.5	0.5	0.3	0.1	3	13	48	17
org. Subst. . . . . (in gr.)	0.04	0.42	0.05	—	0.05	0.23	0.77	0.27

Das Auftreten der Planktonorganismen ist, wie aus der Tabelle hervorgeht, periodisch, und die Zusammensetzung des Planktons ist zu den verschiedenen Jahreszeiten eine höchst verschiedene. In den Wintermonaten ist die Menge des Pflanzenplanktons gering, im März—April tritt dann ziemlich plötzlich ein großes Diatomeenplankton auf, das wieder ebenso schnell verschwindet. In den Sommermonaten ist im Meere die Planktonmenge wieder gering; in seichten Binnengewässern finden sich jedoch zu dieser Jahreszeit viele blaugrüne Planktonalgen. Im Herbste, September—Oktober, setzt dann wieder eine neue Planktonwucherung ein, hauptsächlich von Peridineen gebildet. — Die Vermehrungsgeschwindigkeit der Planktonorganismen beträgt in den günstigen Jahreszeiten etwa 20 Prozent, d. h. es wird täglich ca. 20 Prozent der vorhandenen Menge von Planktonpflanzen produziert.

Bedeutung des Planktons. Das Plankton wird oft als die „Urnah-

Bedeutung des Planktons.

rung" der Meerestiere bezeichnet, und es ist damit gemeint, daß die Planktonpflanzen als die wichtigsten Produzenten der Nahrung der Meerestiere zu gelten haben. Man darf dabei aber nicht vergessen, daß die Planktonpflanzen nur einen Teil der Meerespflanzen bilden. Die Benthospflanzen, die wir nun besprechen werden, spielen an vielen Stellen eine sehr bedeutende Rolle.

Die Algenformationen.

2. Die Algenformationen. Während das Plankton, wie schon gesagt, im Wasser überall verbreitet vorkommt, sind die Benthospflanzen, darunter auch die Algen, hauptsächlich an die Ufer gebunden.

Die Süßwasseralgen.

Im Süßwasser spielen die Algen keine bedeutende Rolle. Zwar findet man die Steine an den Ufern der Binnengewässer mit einer ziemlich artenreichen Algenflora besetzt; die Arten sind aber meistens klein. Grüne und blaugrüne Algen nebst Diatomeen kommen am häufigsten vor. Die blaugrünen Algen sind oft mit Kalk inkrustiert, weshalb die Steine mit einer Kalkkruste überzogen sind.

Die Meeresalgen. Verbreitung.

Im Meere dagegen, an Steinen und besonders an Felsen findet sich eine oft sehr mächtige Vegetation von Meeresalgen. An den Küsten Patagoniens bilden die Algen unterseeische Wälder, die Darwin wegen ihrer Fülle und Mächtigkeit mit den tropischen Urwäldern vergleicht. Aber auch an unseren heimischen Küsten, z. B. an den Küsten von Norwegen, Großbritannien und Island finden sich Meeresalgen in großer Fülle. Als die wichtigsten Vertreter der Meeresalgen sind verschiedene Braunalgen, wie *Laminaria* und *Fucus* zu nennen.

Biologie der Meeresalgen.

Die Meeresalgen sind alle mit Chlorophyll ausgestattet, ihre Entwicklung ist daher vom Lichte abhängig. Sie vermögen nur bis zu einer gewissen Meerestiefe vorzudringen, im nördlichen Atlantischen Ozean bis etwa 50 m, im Mittelmeere dagegen, wo das Licht intensiver ist, bis etwa 120 m und vielleicht noch tiefer. Die Zusammensetzung der Algenflora wechselt mit der Tiefe des Wassers. Grünalgen finden sich vorzugsweise in kleinen Meerestiefen, Rotalgen dagegen kommen auch bei großer Wassertiefe vor; dasselbe ist auch bei den Braunalgen der Fall.

Auch der Salzgehalt des Wassers hat für die Verbreitung der Meeresalgen eine große Bedeutung; in der Ostsee z. B. wird die Algenvegetation mit abnehmendem Salzgehalt des Wassers allmählich ärmer. Wichtig ist auch, daß die reichsten Algenvegetationen nicht in den tropischen, sondern in den temperierten und arktischen Meeren vorkommen. Die Ursache dieser Erscheinung ist nicht aufgeklärt.

Der Beerentang.

Wie schon gesagt, ist die Algenvegetation an das Vorhandensein von Steinen oder Felsen gebunden. Jedoch findet man im Atlantischen Ozean eine Formation größerer Meeresalgen, die mit Schwimmblasen ausgestattet sind und an der Oberfläche des Wassers umhertreiben, nämlich den Beerentang (*Sargassum*), der schon von Columbus bei seiner ersten Entdeckungsreise wahrgenommen wurde. Es war lange zweifelhaft, ob die Algen des Sargassomeeres als losgetrennte Küstenalgen zu betrachten seien, oder ob sie ausschließlich pelagisch leben; wahrscheinlich ist das letztere der Fall.

In Europa finden die Meeresalgen nur eine beschränkte Verwendung (als

Dünger, für die Fabrikation von Jod). In Japan dagegen werden verschiedene Meeresalgen künstlich kultiviert; einige Arten werden als Salat gegessen, aus anderen bereitet man Agar-Agar.

Verwendung der Meeresalgen.

3. Formationen der Seegräser und der Littoralflora in Binnengewässern. Die Pflanzen dieser Gruppe sind ebenso wie die Meeresalgen Uferpflanzen, kommen aber nur auf losem Boden vor.

Die Seegräser. Verbreitung und Biologie.

Die Seegräser finden sich nur in Salzwasser. In der Nord- und Ostsee spielt *Zostera marina* die größte Rolle, in südlicheren Meeren (z. B. im Mittelmeer) kommen auch andere Arten vor.

Das Seegras (*Zostera marina*) bildet einen breiten oder schmalen Gürtel an den Küsten entlang; in seichten Gewässern (z. B. in den Fjorden) ist bisweilen der ganze Meeresboden von Seegras bedeckt, so daß unterseeische Wiesen gebildet werden. Das Seegras gedeiht am besten an geschützten Stellen mit Schlammboden und ist daher an den Nordseeküsten oft sehr spärlich vertreten. Die untere Grenze der *Zostera*-Vegetation ist von der Durchsichtigkeit des Wassers etwas abhängig; in der Ostsee beträgt sie etwa 8 m. Das Seegras vermehrt sich hauptsächlich vegetativ. Jeder Wurzelstock produziert etwa 10 bis 15 Blätter jährlich; die Blätter sind bandförmig.

Bedeutung der Seegräser.

Im Stoffwechsel des Meeres spielt das Seegras wahrscheinlich eine bedeutende Rolle. Die Jahresproduktion der *Zostera* beträgt etwa 544—1900 g organische Trockensubstanz pro m² oder ungefähr dasselbe, was von landwirtschaftlichen Kulturpflanzen auf demselben Areal produziert wird. Zwar ist das Vorkommen der Seegrasvegetation auf die Küsten beschränkt. Nachdem aber die Blätter losgerissen sind, werden sie von Meeresströmungen weit umhergeführt und dabei über einen großen Teil des Meeresbodens verteilt. Nach und nach werden die Blätter zerteilt, d. h. sie gehen in Detritus über; dieser sinkt auf den Meeresboden hinab und dient dort als Nahrung für viele der Bodentiere (hierüber später).

Die Littoralflora der Binnengewässer.

Die Littoralflora der Binnengewässer. Man unterscheidet die Limnaeaformationen (Warming), von Pflanzen gebildet, die entweder ganz untergetaucht oder jedenfalls nur mit Schwimmblättern ausgerüstet sind, und die Sumpfpflanzen, die sich mit dem größten Teil der Vegetationsorgane über das Wasser erheben.

Die Limnaeaformationen.

Als Vertreter der Limnaeaformationen sind verschiedene Laichkräuter (*Potamogeton*), ferner die weiße und die gelbe Seerose (*Nymphaea alba* und *Nuphar luteum*) zu nennen. Die Mehrzahl dieser Pflanzen ist mit horizontalem Wurzelstock, der in dem losen Boden umherkriecht, ausgestattet. Das Wachstum ist meistens gesellig. Die Blätter der untergetauchten Arten sind linear, bandförmig, oft (z. B. bei dem Tausendblatt, *Myriophyllum*) sehr fein zergliedert; die Schwimmblätter dagegen sind breit, herzförmig oder oval.

Die Sumpfpflanzen.

Auch die Sumpfpflanzen haben häufig kriechende Wurzelstöcke und geselliges Wachstum. Die wichtigsten Vertreter dieser Gruppe sind das Schilfrohr (*Phragmites communis*) und die Seebinse (*Scirpus lacustris*), die die meisten Binnengewässer in hohen Beständen umsäumen.

Verlandung der Binnengewässer.

Die beiden Pflanzengruppen spielen bei der Verlandung von Binnengewässern eine bedeutende Rolle. Die von den Uferpflanzen produzierte organische Substanz wird nämlich, soweit sie nicht zerstört wird, auf dem Seeboden abgelagert. Allmählich wird daher die Wassertiefe kleiner und kleiner, und die Uferpflanzen rücken nach und nach gegen die Mitte des Sees vor. Häufig stellt auch das Torfmoos (*Sphagnum*) sich ein, das die freie Wasserfläche mit dichten Polstern überzieht. Zuletzt wird der Teich oder See in ein Torfmoor verwandelt.

II. Die Tiergesellschaften

Die Tiergesellschaften.

lassen sich in folgender Weise einteilen:

A. Frei im Wasser schwebende Tiere:
   1. die Planktontiere;
B. Tiere, die auf oder in dem Boden oder auf den Uferpflanzen leben:
   2. die Benthostiere;
C. Frei im Wasser schwimmende Tiere:
   3. das Nekton.

Doch lassen sich die drei Gruppen keineswegs scharf voneinander trennen.

Die Planktontiere

1. Die Planktontiere. Sowohl im Süß- wie im Salzwasser bilden kleine Krebstiere, namentlich die Copepoden, die Hauptmenge der Planktontiere. Daneben kommen auch andere Tierarten, z. B. Rädertiere, häufig vor.

Menge der Planktontiere.

Menge der Planktontiere. Oben ist die Menge des Pflanzenplanktons zu verschiedenen Jahreszeiten angegeben. Durch Untersuchungen von Lohmann ist die Menge der Planktontiere im Verhältnis zu der Menge des Gesamtplanktons in den verschiedenen Monaten festgestellt worden:

Monate:	VIII_2	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII_1
Masse der Pflanzen . . (in ccm)	109	82	43	26	10	5.4	3.5	10	39	46	62	52	51
Masse der Tiere. . . . (in ccm)	46	68	45	37	25	16	15	19	13	49	22	32	32
Prozentanteil der Tiere an der Summe . .	29.5	45.5	50.5	59.5	71.5	74.5	82.0	65.5	25	51.5	26	38	38.5

Durchschnittlich macht also das tierische Plankton ungefähr die Hälfte des Gesamtplanktons aus.

Nahrung der Planktontiere.

Als Nahrung der Planktontiere kommen wohl in erster Reihe die Planktonpflanzen, namentlich die Peridineen, in Betracht. Jedoch ist zu gewissen Jahreszeiten so wenig Pflanzenplankton vorhanden, daß Lohmann geneigt ist anzunehmen, daß die Planktonpflanzen als Nahrung für die Planktontiere nicht ausreichen. Es ist daher wahrscheinlich, daß der Detritus, der, wie oben erwähnt, in dem Wasser reichlich vorkommt, von den Planktontieren als Nahrung benutzt wird.

Temporalvariationen.

Temporalvariationen. Bei einigen Planktontieren, z. B. *Hyalodaphnia cucullata*, ist es namentlich durch Untersuchungen von Wesenberg-Lund festgestellt worden, daß sie zu verschiedenen Jahreszeiten ein ganz verschie-

denes Aussehen haben („Temporalvariationen"). Während des Sommers ist der Kopfschild in eine Spitze ausgezogen, im Winter dagegen sind die Tiere oben abgerundet. Der Unterschied ist sehr bedeutend: z. B. ist der Abstand von der Vorderspitze des Kopfes bis zu den Augen während des Winters nur ca. 100 μ, im Sommer dagegen bis 700 μ. Und daß die Sommer- und Winterformen nicht etwa verschiedene Rassen sind, von denen jede an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist, geht daraus hervor, daß man im Brutraume der rundköpfigen Formen im Frühjahr spitzköpfige Junge nachweisen kann, d. h. die rundköpfigen Formen sterben im Frühjahr aus und werden durch spitzköpfige Formen ersetzt. Die biologische Bedeutung dieser Temporalvariationen ist wahrscheinlich die, daß die Sommerformen leichter als die Winterformen im Wasser schweben können. Wie oben bei dem Pflanzenplankton erwähnt wurde, ist es für das Schweben der Planktonorganismen von großer Bedeutung, daß das Querprofil möglichst groß ist, indem dadurch die Fallgeschwindigkeit vermindert wird. Diese ist außerdem von der Viskosität (inneren Reibung) des Wassers abhängig; je größer die Viskosität ist, um so kleiner ist die Fallgeschwindigkeit. Nun ist die Viskosität im Winter, da das Wasser kalt ist, größer als während des Sommers. Es ist daher für die Tiere von Bedeutung, daß das Querprofil während des Sommers vergrößert wird, indem dadurch die verminderte Tragfähigkeit des Wassers ausgeglichen wird, und eben dies wird durch die Verlängerung des Kopfschildes erreicht. Dabei wird nämlich der Schwerpunkt der Tiere nach vorne gerückt, und die Tiere, die im Winter vertikal im Wasser schwimmen, schwimmen im Sommer horizontal, wodurch das Querprofil sehr vergrößert wird.

Die Benthostiere.

2. Die Benthostiere. Als Benthostiere fassen wir alle Tiergesellschaften zusammen, die auf oder in dem Boden oder an den Pflanzen im Meere und in den Binnengewässern vorkommen.

Die Benthosfauna am Meeresboden. Methodik der Untersuchungen.

Die Benthosfauna am Meeresboden. Die Untersuchung der Benthosfauna wurde bis in die jüngste Zeit ausschließlich mit der Dretsche (ein beutelförmiges Netz, dessen Öffnung von einem viereckigen Metallrahmen gebildet wird) betrieben. Sie wird über den Meeresboden geschleppt und dabei mit Schlamm und Bodentieren gefüllt. Durch diese Methode ist es möglich, die Zusammensetzung der Bodenfauna zu untersuchen; aber die Menge der Bodentiere auf einem gegebenen Areal läßt sich nicht bestimmen. Gerade das letztere spielt aber eine große Rolle für vergleichende Untersuchungen der Bodenfauna. Um diese Aufgabe zu lösen, hat C. G. Joh. Petersen einen „Bodenholer" konstruiert, der es ermöglicht, eine $^1/_{10}$ m^2 große Probe des Meeresbodens mit den darin befindlichen Tieren aufzuheben. Hinterher wird dann die Bodenprobe auf einem Siebsatz ausgespült, wobei die Bodenteile fortgeschwemmt werden, während die Tiere auf den Sieben zurückbleiben. Die Tiere werden gezählt und gewogen, und es ist in dieser Weise möglich, die quantitative Zusammensetzung der Bodenfauna zu untersuchen.

Die Zusammensetzung der Benthosfauna.

Eine Reihe von Untersuchungen mit diesem Apparat hat interessante Erscheinungen ans Licht gebracht. Es hat sich gezeigt, daß man im Kattegat

verschiedene Formationen der Benthosfauna unterscheiden kann. In den tiefsten Teilen vom Kattegat, wo der Meeresboden aus Lehm gebildet wird, ist die Fauna durch massenhaftes Vorkommen von *Brissopsis lyrifera*, einem Seeigel, charakterisiert. Von Mollusken kommt an demselben Ort namentlich *Turritella* (Turmschnecke) vor. In kleineren Tiefen, wo der Meeresboden von Sand oder Lehm gebildet wird, findet man von Echinodermen namentlich *Echinocardium cordatum*, daneben aber eine Reihe von Muscheln, *Venus gallina*, *Cyprina* usw. Endlich findet man in den Fjorden, wo viel organischer Stoff im Meeresboden vorhanden ist, eine Fauna, die hauptsächlich von Muscheln und Würmern gebildet wird: *Mytilus edulis* (Miesmuschel), *Cardium edule* (Herzmuschel), *Mya arenaria* (Klaffmuschel) und *Macoma baltica*. Echinodermen kommen an diesen Stellen nur spärlich vor. Dieselbe Fauna findet sich in großen Teilen der Ostsee.

Die Nahrung der Benthostiere.

Die Nahrung der Benthostiere. Es wurde früher angenommen, daß die Benthosfauna sich hauptsächlich von Planktonorganismen ernährte. Eine Untersuchung des Mageninhalts der Auster und vieler anderer Muscheln zeigt aber, daß Planktonorganismen entweder ganz fehlen oder jedenfalls nur sehr spärlich vorkommen. Die Hauptmasse des Mageninhalts besteht aus Detritus von ganz demselben Aussehen wie der im Wasser schwimmende Detritus. Der Detritus, der reich an organischen Stoffen ist, dürfte daher wohl als Nahrungsquelle für die Benthosorganismen von großer Bedeutung sein. Einige Benthostiere sind Raubtiere, z. B. *Asterias* (Seestern). Nach Pütter sollen gelöste organische Verbindungen von vielen Tieren als Nahrung verwertet werden.

Benthosfauna der Binnengewässer.

Benthosfauna der Binnengewässer. In und auf dem Boden der Binnengewässer findet sich eine Fauna, die vorwiegend von Muscheln, Würmern und Krebstieren gebildet wird. Die am häufigsten vorkommenden Muscheln sind *Unio* (Malermuschel) und *Anodonta* (Teichmuschel), außerdem *Pisidium* (Erbsenmuschel). Die beiden ersten gehen nur bis zu einer Tiefe von 11 bis 25 m hinab und finden sich daher in tiefen Seen in einer Zone, den Ufern parallel. Die Pisidien dagegen findet man noch in Tiefen von 200—300 m.

An und zwischen den Uferpflanzen, sowohl im Meere wie in den Binnengewässern, findet sich eine oft sehr artenreiche Fauna. Auf den Blättern des Seegrases kriechen kleine Schnecken (z. B. *Cerithium* und *Litorina*, Uferschnecke) umher. Auf den Uferpflanzen der Binnengewässer finden sich gleichfalls Schnecken (z. B. *Paludina*, Sumpfschnecke, *Limnaea*, Schlammschnecke und *Planorbis*, Tellerschnecke), daneben aber auch Krebstiere und Insekten (z. B. *Nepa*, Skorpionwanze, *Notonecta*, Rückenschwimmer, und *Dytiscus*, Schwimmkäfer).

Das Nekton

3. Das Nekton. Die wichtigsten Mitglieder dieser Gruppe sind die Fische.

Methodik der Untersuchungen.

Methodik. Um den annähernden Fischbestand eines geschlossenen Fahrwassers zu ermitteln, sind zwei Wege eingeschlagen worden. 1. Nach C. G. Joh. Petersen wird eine gewisse Anzahl, z. B. 10000 gefangene Fische mit einer Marke versehen und wieder über Bord geworfen. Kurz nachher wird wieder in demselben Gewässer gefischt und festgestellt, wie viele Prozente mit Marken

versehen sind; beträgt die Prozentzahl z. B. 10, sind in dem betreffenden Fahrwasser 100000 Fische vorhanden. 2. Nach Hensen bestimmt man die Anzahl der Fischeier, die mit einem Planktonnetz gefangen werden, pro Liter Wasser. Da man imstande ist, den Wassergehalt, z. B. der Ostsee, annähernd festzustellen, kann man die Menge sämtlicher Fischeier berechnen. Wenn man nun außerdem untersucht, wie viele Eier z. B. ein Dorsch enthält, läßt sich die Anzahl der laichenden Fische annähernd feststellen. — Um die Wanderungen der Fische zu untersuchen, werden die Fische in der oben erwähnten Weise mit einer numerierten Marke versehen. Wenn die Fische wieder gefangen werden, wird die Marke von den Fischern eingesendet; in dieser Weise läßt sich die Wanderung der betreffenden Fische ermitteln. — Um das Alter der Scholle festzustellen, zählt man die an den Ohrensteinen vorhandenen Ringe, von denen jeder einem Jahre entspricht (Reibisch). Eine ähnliche Methode findet auch für die Altersbestimmung der Aale (Gemzöe), der Lachse (Dahl) und der Heringe (Hjort) Verwendung.

Die Nahrung der Fische.

Mit Rücksicht auf ihre Nahrung lassen sich die Fische in zwei Gruppen teilen: 1. „Pelagische" Fische, die hauptsächlich von Plankton oder Planktonfressern leben (z. B. Heringe, Makrele und teilweise Dorsche) und 2. „Demersale" Fische, die sich von den Benthostieren ernähren (z. B. Scholle und Aal). Einzelne Fische ernähren sich von Pflanzen.

Die Wanderungen der Fische.

Viele Fische unternehmen große Wanderungen. Die Aale laichen, wie es durch Untersuchungen von Joh. Schmidt festgestellt ist, im Atlantischen Ozean; die Larven sind erst blattförmig, nehmen aber nach und nach zylindrische Gestalt an und wandern gleichzeitig den Küsten zu, wo sie in die Flüsse eindringen. In dem süßen Wasser wachsen sie dann weiter, bis sie nach einigen Jahren fortpflanzungsfähig sind; sie wandern dann in den Ozean zurück, um einmal zu laichen und nachher zu sterben.

Die Tiefseefische.

Durch die Tiefseeexpeditionen hat man nach und nach genauere Kenntnis von dem Tierleben der Ozeane gewonnen. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Ozeantiefen sehr arm an Fischen sind, was sich leicht durch die ungünstigen Lebensbedingungen erklären läßt. Die Temperatur der unteren Wasserschichten im Atlantischen Ozean beträgt 2—3° C, Nahrung (Planktonorganismen, Bodentiere) kommt nur sehr spärlich vor und Lichtstrahlen vermögen nicht bis zu diesen Tiefen vorzudringen. Die Tiefseefische sind häufig merkwürdig ausgestattet: die Augen sind oft stark reduziert, einzelne Arten sind ganz blind; bei anderen dagegen sind die Augen stark entwickelt und nehmen bisweilen zylindrische Gestalt an („Teleskopaugen"). Leuchtorgane kommen ziemlich häufig vor. Die Bedeutung dieser Organe wie die Biologie der Tiefseefauna überhaupt ist noch in Dunkel gehüllt.

Literatur.

BRANDT, K., Über den Stoffwechsel im Meere. I. und II. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. Bd. 4, 1899 und 6, 1902.

BRANDT, K., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. Bd. 3, 1900.

FOREL, F. A., Le Léman. I—III. Lausanne 1892—1902.

HENSEN, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5 Ber. d. Komm. z. wissensch. Unters. d. deutsch. Meere 1887.

LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer. Leipzig. 2. Aufl. 1907—08.

LOHMANN, H., Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. Bd. 10, 1908.

MURRAY, J. and HJORT, J., The depths of the Ocean. London 1912.

PETERSEN, C. G. J., and BOYSEN-JENSEN, P., Valuation of the Sea I. Animal life of the Sea-bottom, its food and quantity. Report of the Danish Biologic. Station XX, 1911.

PETERSEN, C. G. J., Valuation of the Sea II. The animal communities of the Sea-bottom and their importance for marine zoogeography. Report of the Danish Biolog. Station XXI, 1914.

PÜTTER, A., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.

SCHMIDT, J., Contributions to the life-history of the eel. Vol. V. des rapports et procès-verbaux du conseil internat. pour l'exploration de la mer. 1906.

STEUER, A., Planktonkunde. Leipzig und Berlin 1910.

WARMING, E., Oecology of plants. Oxford 1909.

WESENBERG-LUND, C., Plankton-investigations of the Danish lakes. The Baltic freshwater plankton, its origin and variation. Copenhagen 1908.

EXPERIMENTELLE GRUNDLAGEN DER DESZENDENZLEHRE; VARIABILITÄT, VERERBUNG, KREUZUNG, MUTATION.

Von

W. Johannsen.

Der Deszendenzgedanke.

1. Einleitung. Der Deszendenzgedanke — die Vorstellung, daß die jetzt lebenden Organismen von den meist anders gestalteten Organismen früherer Erdepochen abstammen — ist sehr alt und läßt sich in seinen ersten Spuren vielleicht bis in die griechische Philosophie zurückverfolgen. Seit dem großen Durchbruch des Deszendenzgedankens nach dem Hervortreten Darwins ist wohl jeder Biologe von der Realität einer „organischen Evolution" (einer Transformation oder Neubildung von Arten) überzeugt. Der Gedanke läßt sich nicht mehr abweisen, daß in der Beschaffenheit der Organismen vielfache Änderungen während der Sukzessionen zahlloser Generationen im Laufe der Zeit erfolgt sind.

Der Deszendenzgedanke gehört nicht nur geschichtlich, sondern auch inhaltlich zur Philosophie der Natur; er ist eine Frucht spekulativer Betrachtung des Naturganzen — oder jedenfalls größerer Gebiete desselben, wie z. B. der Formtypen des gesamten Tierreichs. Seine besten biologischen Stützen hat der Deszendenzgedanke stets in den vergleichend-deskriptiven Disziplinen gehabt; die morphologische Betrachtung der Organisationen war ja auch oft eine fruchtbare Basis spezieller „Stammbäume" und Diskussionen über Verwandtschafts- und Deszendenzfragen.

Abstammungslehre.

Darum wird die „Abstammungslehre" in diesem Werke (Band Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie, redigiert von R. Hertwig und R. v. Wettstein, mit Beiträgen von den Genannten und von L. Plate, R. v. Wettstein, Brauer, Engler, O. Abel, Jongmans, Heider und Boas, Leipzig 1914) sachgemäß in Verbindung mit Systematik, Paläontologie und Biogeographie dargestellt.

Experimentelle Grundlagen.

Hier aber haben wir experimentelle, somit vorwiegend physiologische Grundlagen einer Deszendenzforschung näher zu betrachten, insoweit solche Grundlagen von der nach analytischer Exaktheit strebenden allgemeinen Biologie schon heute gewonnen sind. Das Prinzip der Verifikation ist die Basis aller exakter Forschung. Demgemäß kann die rückblickende Deszendenzlehre niemals in eigentlich exakter Weise getrieben werden — sie ist und bleibt in allen speziellen Punkten eine konjekturale Sache. Es ist nämlich durchaus keine Verifikation, wenn die paläontologische Forschung etwaige erwartete

oder erhoffte Mittelglieder zwischen bisher stärker voneinander abweichenden Organismentypen nachweist; denn größere oder geringere Annäherungen an „kontinuierliche Übergänge" zwischen gegebenen organischen Formen sagen ja absolut nichts über die Geschichte der Verwirklichung solcher Übergänge, also über die Genealogie — selbst dann nicht, wenn die Übergänge sich in allen fraglichen „Merkmalen" als eine wirkliche, chronologisch fortschreitende Progression zeigen sollten; und solche Fälle dürften äußerst selten sein.

Ähnlichkeit und Verwandtschaft.

Es bleibt die Frage unbeantwortet: Sind die gefundenen „Übergänge" wirklich stets in genetischer Sukzession realisiert worden — oder inwieweit sind sie Ausdrücke von Ähnlichkeiten, die nichts mit realer genealogischer Verwandtschaft zu tun haben? Denn konstitutionelle Ähnlichkeiten brauchen nicht Ausdrücke oder Folgen verwandtschaftlicher Beziehungen zu sein, auch nicht Resultate paralleler Entstehungsgeschichten — wie es ja die Chemie uns so evident demonstrieren kann. Es ist darum ein sehr unglücklicher Sprachgebrauch, welcher besonders in der Biologie viel Unheil angestiftet hat, daß man mit dem Worte „Verwandtschaft" so überaus häufig Begriffe wie „Ähnlichkeit", „Übereinstimmung", „Seelenharmonie" u. dgl. m. bezeichnet.

Die morphologische Betrachtung fossiler und rezenter Lebewesen bietet in bezug auf Deszendenzprobleme eigentlich nichts mehr als die bloße Fragestellung: Wie sind die vorliegenden Ähnlichkeiten bzw. Abweichungen näher zu deuten? Daß gelegentlich die höchsten Grade wissenschaftlichen Scharfsinns in die Diskussion solcher Fragen hineingelegt sind, ändert daran wenig; und die oft sehr große Meinungsdifferenz in betreff der Abstammung gegebener speziellster systematischer Gruppen ist der beste Zeuge der Unsicherheit auf diesem schwierigen Gebiete. Ja, es ist eigentlich so gekommen, daß mit der großen Vermehrung des paläontologischen Materials im Laufe des letzten halben Jahrhunderts die Schwierigkeiten für die Aufstellung wahrscheinlicher

Stammbäume.

„Stammbäume" bei den meisten Gruppen größer geworden sind, als sie zu Darwins Zeit waren.

Namentlich aber gewinnt die Vorstellung an Boden, daß die verschiedenen jetzigen Lebewesen oft eine recht „polyphyletische" Abstammung haben, d. h. daß selbst Angehörige einer gegebenen engeren systematischen Gruppe, wie z. B. einer Gattung oder Familie (etwa „Raubtiere"), durchaus nicht in einheitlicher Weise als „Deszendenten" auf eine gemeinsame „Stammform" zurückgeführt werden können. Durch diese Vorstellung wird aber gleich auch die angenommene „Natürlichkeit" der betreffenden systematischen Gruppe in Frage gestellt, insofern die Natürlichkeit der systematischen Einteilung „im Lichte des Deszendenzgedankens" ja gerade eine wahre genealogische Verwandtschaft der betreffenden ähnlichen Organismen bedeuten sollte.

Auf die betreffenden Diskussionen kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden — hier liegt eine ganz andere Aufgabe vor. Das Problem der Deszendenzlehre ist ein wesentlich natur-historisches; der Deszendenztheoretiker schaut rückwärts über eine sozusagen unbegrenzte Zeit und über eine unermeßliche Zahl von Generationen. Die Genealogie aber ist ganz unsicher;

sie soll ja gerade herausdiskutiert werden: sehr viel ist schon gewonnen, wo überhaupt irgendeiner möglichen Aszendenz eine gewisse Wahrscheinlichkeit zuerteilt werden kann. Bei dieser ganzen Forschungsweise wird aber selbstverständlich mit der zu Gebote stehenden Einsicht in die allgemeine Biologie operiert, besonders mit den zur gegebenen Zeit vorliegenden Erfahrungen über Vererbung, Variabilität, Anpassung u. dgl.

Vererbung und Variabilität.

Der jeweilige Standpunkt der Biologie in betreff der hierher gehörigen Fragen kann und muß darum auch einen wesentlichen Einfluß auf die deszendenztheoretischen Diskussionen ausüben, wie es ja auch Darwins Schriften deutlich demonstrieren; ja die betreffenden experimentellen Arbeiten der allgemeinen Biologie bilden wohl — neben dem paläontologischen und biogeographischen Tatsachenmaterial — die wichtigsten Grundlagen für die rationelle Förderung des Deszendenzgedankens.

Die experimentelle Forschung über Vererbung, Variabilität usw. ist nun der diametrale Gegensatz zur herkömmlichen Deszendenzlehre, was die Aufgabe und Methode betrifft. Die Erblichkeitsforschung operiert mit genealogisch kontinuierlichen Generationsreihen; und gesicherte Genealogie ist hier die conditio sine qua non exakter Forschung. Von dem Erblichkeitsforscher wird eine wirkliche Deszendenz untersucht und eventuell experimentell beeinflußt, während die sog. Deszendenzlehre eigentlich ganz verkehrt etikettiert ist; sie sollte „Aszendenz"-Lehre heißen.

Schritt für Schritt aber, mittels stets verfeinerter Analyse sukzessiver Generationen in ihrer garantierten Abstammung vom ursprünglich gegebenen Ausgangsmaterial, schreitet die Erblichkeitsforschung vorwärts, zunächst mehr kritisch-empirisch als synthetisch tätig. Die Hauptzüge der solcherart gewonnenen allgemeinen Erfahrungen und Gesichtspunkte sollen hier näher dargestellt werden.

Merkmale sind Reaktionen.

2. Individuelle Eigenschaften und Merkmale; Variabilität. Jeder durch Befruchtung gebildete Organismus erhält das im Laufe seiner persönlichen Entwicklung allmählich hervortretende individuelle Gepräge einerseits durch die Gesamtheit aller konstitutionellen Elemente der beiden grundlegenden Gameten (Ei- und Samenzelle), welche sich zur Zygote (befruchtetem Ei) vereinigen, und anderseits durch die Nuancierungen der äußeren Verhältnisse, unter welchen das betreffende Individuum sich entwickelt. Bei jeder mehr als rein morphologisch-deskriptiven Betrachtung der Lebewesen muß nun daran festgehalten werden, daß alle Lebensäußerungen, auch die Ausformung der sich entwickelnden Organe oder Gewebe, in letzter Linie als Reaktionen der in dem grundlegenden Gameten gegebenen „inneren Konstitution" auf die verschiedentlich wechselnden Faktoren des „äußeren Milieus" aufzufassen ist.

Diese Auffassung sämtlicher Lebensmanifestationen — von den einfachsten chemisch-physiologischen Vorgängen bis zu den festesten morphologischen „Merkmalen" des ausgeformten Organismus — als Reaktionen, und eben nur als Reaktionen, charakterisiert die nach Exaktheit strebende Erblichkeitsforschung. Und in Konsequenz dieser Auffassung betrachtet man nicht, wie

es früher vielfach geschehen ist, die verschiedenen, mehr oder weniger klar hervortretenden einzelnen „Merkmale" (Einzelcharaktere, Einfacheigenschaften usw.) — und erst recht nicht die einzelnen Organe, Gewebsgruppen oder Zellen — als analytische Einheiten einer Organisation.

Wie man in der Chemie längst nicht mehr „Merkmale" und „Einzeleigenschaften" als Elemente der Konstitution gegebener Substanzen betrachtet, sondern alle derartigen Manifestationen als Reaktionen gegebener molekularer Konstitution mit gewissen temporären oder bleibenden Außenbedingungen auffaßt, so auch hier. Die Bildung des Diamanten mit allen seinen Merkmalen und Einzeleigenschaften gehört zu den Reaktionen eines bestimmten Grundstoffes, des Kohlenstoffes, *C*, und wird nur unter besonderen äußeren Bedingungen realisiert. Unter gewissen anderen Bedingungen wird Kohlenstoff als feines schwarzes Pulver ausgeschieden — eine andere Manifestation der Natur des erwähnten Grundstoffs.

So auch mit den gegebenen Organismenkonstitutionen: Die Kartoffelknolle, im konstanten Dunkel treibend, bildet lange weiße Triebe mit winzigen gelben Blättchen — aber diese „etiolierten" Triebe sind ebensowohl Reaktionen der inneren Konstitution der Kartoffel als die reich belaubten grünen Triebe es sind, die wir im Felde sehen.

In diesem letzten Falle spricht man von der „normalen" Reaktion der Konstitution des Kartoffelorganismus, wobei aber zu erinnern ist, daß die normale Beschaffenheit irgendeines Organismus immerhin größere oder kleinere Spielräume in bezug auf individuelle Zustände umfaßt. Und in vielen Fällen, wo recht verschiedene Manifestationen einer gegebenen inneren Konstitution des Organismus vorliegen, kann man die eine Manifestation mit ebenso gutem Recht als „normal" ansehen wie die andere — ganz wie Diamanten an und für sich ebenso „normale" Zustände des Kohlenstoffs sind als der schwarze Kohlenstaub. So entscheidet z. B. bei vielen Algenpilzen die Lebenslage, ob diese oder jene Wuchsform, diese oder jene Art von Sporen als Reaktion der betreffenden organischen Konstitution gebildet wird, beziehungsweise ob die eine oder die andere der möglichen Reaktionen in der betreffenden Kultur überwiegt.

Und im Laufe der individuellen Entwicklung können durch Einwirkungen des Milieus auch solche Beeinflussungen der persönlichen Beschaffenheit des gegebenen Individuums erfolgen, daß die Realisation bestimmter Reaktionen erleichtert oder erschwert wird, bzw. daß die Dispositionen zu einigen Lebensäußerungen begünstigt und zu anderen gehemmt werden. Sehr oft findet sich bei Pflanzen in ganz jugendlichen Stadien eine „sensible Periode", während welcher eine Beeinflussung z. B. durch Kälte, reichere oder gerade sparsamere Nahrungszufuhr u. dgl. bestimmend für viele Reaktionen und somit für das ganze Getriebe des Organismus sein kann. Alles, was wir im Tier- und Menschenleben „Übung" nennen, kann auch hier erwähnt werden — als Beispiele der Beeinflussung der persönlichen Entwicklung durch das Milieu im weitesten Sinne.

Sensible Periode.

Somit ist also jeder durch Befruchtung gegründete Organismus das Produkt einer individuellen Entwicklung, das Resultat einer Serie von sukzessiven Reaktionen, nicht nur der ursprünglich in den beiden grundlegenden Gameten gegebenen Konstitutionselemente, sondern auch der gehäuften Produkte dieser primären Reaktionen. Wir tangieren schon hier die Frage, ob nun die äußeren Beeinflussungen nicht die „innere" Konstitution des Organismus — wie sie ursprünglich in den grundlegenden Gameten gegeben war — ändern können, wodurch die für die folgende Generation grundlegenden Gameten ganz wesentlich beeinflußt würden. Die Beantwortung dieser Frage müssen wir aber etwas aufschieben, bis verschiedene für die Frage fundamentale Tatsachen hier näher beleuchtet worden sind.

Variabilität.

Zunächst wird es aber jetzt klar sein, daß die fertig entwickelten Individuen, selbst bei ganz identischer ursprünglicher innerer Konstitution, persönlich recht verschiedene Beschaffenheit haben können, je nach den verschiedenen äußeren Beeinflussungen während des ganzen Entwicklungsvorgangs. Die solcherart bedingten Unterschiede zwischen individuellen Eigenschaften ursprünglich konstitutionell gleichgestellter Organismen bilden offenbar die möglichst einfachen Fälle von Variabilität. Mit Variabilität — im engeren Sinne — bezeichnet man nämlich die Tatsache, daß Organismen selbst des engsten Verwandtschaftskreises niemals persönlich ganz gleich beschaffen sind.

Einzeleigenschaften.

Das Studium der Vererbungserscheinungen sollte stets mit der Variabilität anfangen; die Unterschiede nahe verwandter Organismen — z. B. einer Geschwisterreihe — sind ja die augenfälligsten aller dieser Erscheinungen und sie lassen sich ganz unmittelbar deskriptiv behandeln. Hier treffen wir sofort „Merkmale" und „Einzeleigenschaften", die zunächst, jede für sich genommen, wo möglich quantitativ bestimmt werden müssen. Der Physiker und Chemiker mißt zunächst auch „Einzeleigenschaften" der Körper unter verschiedenen Bedingungen, z. B. Härte, Winkel der Kristalle, Lichtbrechung, spezifisches Gewicht, Farbenintensität u.a.m., um die Reaktionen der verschieden konstituierten Substanzen zu präzisieren. Aber solche Arbeiten bilden nur Einleitungen oder Hilfsmittel zum vertieften chemischen oder physikalischen Studium. Erst bei planmäßiger Kombination äußerer Bedingungen sowie mittels gegenseitiger Einwirkung, Verbindung und Trennung gegebener Substanzen, wurde das Studium weitergeführt in dem Bestreben, die „innere" Konstitution der verschiedenen chemischen Körper zu erschließen. So auch in der Vererbungsforschung. Das messende Studium der Variabilität bildet für die Vererbungsforschung eine absolut notwendige Introduktion zur Behandlung der tieferen Probleme.

Alternative und Reihenvariation.

Die Variabilität kann sich qualitativ oder quantitativ äußern, d. h. die Unterschiede der zum Vergleich vorliegenden genealogisch verwandten Organismen können entweder darin bestehen, daß eine Eigenschaft (ein „Merkmal") bei einigen Individuen fehlt und bei anderen vorkommt, oder darin, daß eine bei allen Individuen realisierte Eigenschaft in verschiedenem Grade auftritt. Im ersten Falle spricht man von alternativer Variation, im zweiten

Falle von Reihenvariation; hier können nämlich die betreffenden Individuen je nach dem Grade der Eigenschaft in eine Reihe von Graden oder Klassen eingeteilt werden, während im ersten Falle stets nur ein Entweder — Oder vorliegt.

Der Mittelwert.

Auf die statistische Behandlung der Variationsreihen werden wir hier nicht eingehen. Es genügt anzuführen, daß normalerweise der Mittelwert aller individuellen Messungen (Varianten) ein Zentrum bildet, um welches die Klassen der Variationsreihe sich derart gruppieren, daß die dem Mittelwerte am nächsten stehenden Klassen die stärkste Repräsentation haben, während mit zunehmendem Abstand vom Mittelwert die Individuenanzahl der Klassen regelmäßig abnimmt. Als Beispiel sei eine Serie von 475 Bohnen, von einem ein-

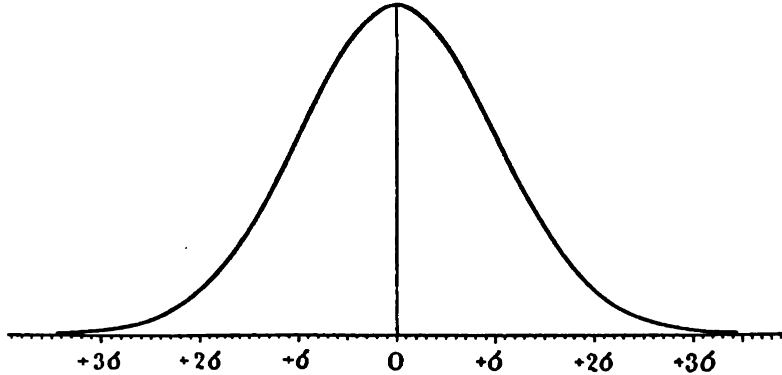


Fig. 1. Die sog. „ideale Variationskurve", welche die Verteilung der Varianten einer ganz symmetrischen, „idealen" Variationsreihe illustriert. Auf der Grundlinie sind zu beiden Seiten des Mittelwerts die Abweichungen markiert, 0 = Mittel, σ = Standardabweichung.

zigen Individuum abstammend, hier angeführt. Wir betrachten das Gewicht jeder einzelnen Bohne, indem das ganze Material in Klassen mit einem Spielraum von 5 cg eingeteilt ist:

Klassengrenzen in cg	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
Individuen		1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3

Der Mittelwert ist 55,8 cg und um diesen sozusagen „typischen" Wert verteilen sich die Klassen mit beiderseits abnehmender Individuenanzahl recht symmetrisch. Ein solches Verhalten ist äußerst allgemein, und diese ganze Variantenverteilung läßt sich durch ein graphisches Schema illustrieren, nämlich die sog. ideale Variationskurve (Fig. 1), auf deren mathematische Eigenschaften wir hier nicht eingehen können.

Variationskurve.

Variationsweite.

Nur sei gesagt, daß man früher oft die Variabilität durch die „Variationsweite" — den ganzen Spielraum zwischen dem kleinsten und dem größten gefundenen Maß der Individuen — ausdrückte. Jetzt aber hat man diese Messung der Variabilität aufgegeben. Sie ist nämlich gänzlich unbrauchbar, indem es ganz zufällig ist, ob man den Spielraum größer und kleiner findet; er hängt nämlich von der untersuchten Anzahl der Individuen ab. Wo nicht die „Standardabweichung" (die Quadratwurzel der mittleren quadratischen Abweichung vom Mittelwert) benutzt wird, bestimmt man die Grenzen zu beiden Seiten des Mittelwerts, innerhalb welcher die Hälfte aller Individuen liegt.

Standard-abweichung.

Darauf näher einzugehen würde zu weit führen. Individuen, die im negativen Sinne vom Mittelwert abweichen (also ein kleineres Maß haben), werden Minusabweicher oder Minusvarianten genannt; solche, die positiv abweichen, sind als Plusabweicher oder Plusvarianten zu bezeichnen.

Minus- und Plusvarianten.

Wenn zwei Gruppen von Individuen gleicher Abstammung — wir haben zunächst nur solche im Auge — unter sehr verschiedener Lebenslage sich entwickeln, können sie sehr verschiedene mittlere Beschaffenheit erhalten. So wird der Hafer auf fruchtbarem Boden hoch und reich verzweigt usw., aber auf magerem Boden niedrig und sparsam verzweigt. Man würde zwei recht verschiedene Variationskurven, z. B. der Halmlänge, daraus erhalten; und falls man die beiden Gruppen ohne weiteres vereinigte, würde man eine unregelmäßige, vielleicht gar zweigipfelige Variationskurve finden. Auf alle solcherart oder sonstwie bedingten Unregelmäßigkeiten der Variantenverteilung brauchen wir jedoch nicht näher einzugehen.

Modifikationen.

In den einfachen Fällen, wo eine annähernd ideale Verteilung der Varianten vorliegt — und wo die betreffenden Individuen „an sich" gleich veranlagt sind, sind die Minus- und Plusvariationen als Ausdrücke der sozusagen zufälligen kleineren Lebenslageverschiedenheiten der fraglichen Individuen aufzufassen; sie können als rein persönliche Fluktuationen („Modifikationen") bezeichnet werden.

Selektion.

3. Das Prinzip der reinen Linien und die Selektion. Bekanntlich hat Darwin — im Anschluß an zahlreiche Erfahrungen der älteren Züchter — die Anschauung betont, daß die bei jeder Spezies oder Rasse stets auftretenden Abweichungen vom Spezies- oder Rassen-„Typus" Ausgangspunkte für eine Änderung dieses Typus werden können, sobald nur eine bestimmt gerichtete Auslese (Selektion) abweichender Individuen hinzutritt. Und die Wirkung dieser Auslese sollte mit der steigenden Anzahl von Generationen, welche der Selektion unterworfen werden, immer stärker gehäuft werden.

Gestützt auf die Variationsstatistik, die wir hier nicht näher betrachten, wird die Verifikation dieser Anschauung — die ja seit Darwins Hervortreten eine außerordentlich weite Verbreitung erhalten hat — mit der einfachen Frage zu beginnen haben: Werden Individuen, welche in bezug auf irgendeine Eigenschaft Plus- oder Minusabweicher sind, Nachkommen erhalten, welche in ihrer Generation ebenfalls Plus- bzw. Minusabweichung von dem ursprünglichen Typus zeigen? Oder kann eine Relation zwischen Abweichung der Eltern und Abweichung der Kinder von der mittleren Beschaffenheit der betreffenden Rasse in anderer gesetzmäßiger Weise ausgedrückt werden? Wir müssen hier in bezug auf das Wort „Abweichung" stets erinnern, daß ein gegebenes Individuum eben durch seine Abweichung vom Mittelwert der betreffenden Rasse persönlich charakterisiert ist; insofern bedeutet „Abweichung" also eigentlich dasselbe wie das individuelle Maß der Beschaffenheit. Die gestellte Frage bildet somit nur eine präzise Form des Problems der Vererbung der persönlichen Beschaffenheit. Und es

wird leicht verstanden, daß diese Frage im Grunde die Hauptfrage der ganzen Vererbungsforschung ist; denn von ihrer Beantwortung hängt ganz wesentlich die Auffassung des Wesens der Erblichkeit ab.

Galtons Lehre.

Galton hat dies klar verstanden, wenn er nicht nur die Selektionslehre zu verifizieren versuchte, sondern überhaupt auf diesem Gebiete nach zahlenmäßig ausdrückbaren Gesetzen suchte. Vor etwa 30 Jahren begann er diesbezügliche Untersuchungen anzustellen und zwar sowohl experimentelle als statistische. Experimentelle Arbeiten wurden mit Samen der wohlriechenden Platterbse (*Lathyrus odoratus*) unternommen; Galton säte ausgesuchte Samen verschiedener Größenklassen aus, und die Nachkommensamen jeder dieser Klassen wurden wiederum gemessen.

Das Resultat war unzweideutig: Aus den plusabweichenden Muttersamen wurden Tochtersamen erhalten, die durchschnittlich größer als Tochtersamen der mittelgroßen Muttersamen waren; und aus den minusabweichenden Muttersamen wurden in ganz entsprechender Weise Nachkommen erhalten, deren Samen durchgehends kleiner als die Mittelgröße waren.

Im Prinzip ganz ähnliche Resultate erhielt Galton durch statistische Untersuchungen verschiedener Eigenschaftsgrade und Charaktere bei einem kleinen Teil der englischen Bevölkerung. Es genügt, die klassisch gewordene Untersuchung der Körperlänge anzuführen. Sein diesbezügliches Material bestand aus 928 erwachsenen Kindern, Nachkommen von 204 Ehepaaren. Die Details der Untersuchungsweise brauchen hier nicht erörtert zu werden, nur sei angeführt, daß alle Frauenhöhen auf Männerhöhe gebracht wurden mittels Multiplikation mit dem Faktor 1,08, indem hier die Körperlänge der Männer durchschnittlich 1,08 mal größer als die der Frauen war.

Die einfachste Übersicht der Resultate gibt die folgende Tabelle aller Nachkommen, sowohl nach den Klassen ihrer Elternmittel als nach den eigenen Körperlängen geordnet. Hier ist — um die Tabelle möglichst zu kürzen — das Material in Klassen mit einem Spielraum von zwei Zoll eingeteilt. Aus rein zahlentechnischen Gründen wurden für die Kinder etwas verschobene Klassengrenzen, nämlich 59,7″, 61,7″ usw. mit den Klassenwerten von 60,7″, 62,7″ usw. benutzt, während die Elternmittel (also die auf Männerhöhe reduzierten Durchschnittshöhen der betreffenden Eheleute) in Klassen mit ganzen Zollen als Grenzen eingeteilt wurden. Die Tabelle braucht keine nähere Erklärung:

Körperlänge der Elternmittel	Körperlänge der Nachkommen								Summe	Mittlere Körperlänge der Nachkommen
	60·7″	*62·7″*	*64·7″*	*66·7″*	*68·7″*	*70·7″*	*72·7″*	*74·7″*		
64″	2	7	10	14	4	.	.	.	37	65·29″
66″	1	15	19	56	41	11	1	.	144	66·89″
68″	1	15	56	130	148	69	11	.	430	67·77″
70″	1	2	21	48	83	66	22	8	251	68·97″
72″	.	.	1	7	11	17	20	6	62	70·83″
74″	.	.	.	.	.	.	4	.	4	(72·70″)
Summe	5	39	107	255	287	163	58	14	928	68·09″

Ein Blick auf die äußerste linke und die äußerste rechte Kolumne dieser Tabelle ergibt gleich, daß die mittlere Körperlänge der Nachkommengruppen ganz regelmäßig mit den Längenklassen der Elternmittel steigt. Wenn man — wegen der wenig zahlreichen Repräsentation — von den Nachkommen der „längsten" Elternklasse absieht, findet man, daß einer Steigerung der elterlichen Körperlänge von 64″ bis auf 72″ eine Vergrößerung der mittleren Körperlänge der Kinder von 65,29″ bis auf 70,83″ entspricht. Also auch hier fand Galton, daß einer Plus- oder Minusabweichung der Eltern eine Plus- bzw. Minusabweichung der Kinder bis zu einem gewissen Grade entspricht. Die persönliche Beschaffenheit der Eltern scheint demnach auch hier „erblichen Einfluß" zu haben.

Der Erblichkeitsgrad.

Galton hat mit dem gegebenen Menschenmaterial sowohl für die Körperlänge als auch für andere Eigenschaften einen „Erblichkeitsgrad" zahlenmäßig zu bestimmen gesucht; er fand durchgehends etwa $^2/_3$ als Ausdruck dafür. Falls derartige Gesetzmäßigkeiten überhaupt einen Sinn haben, müssen die gegebenen Eltern selbstverständlich von ihren Eltern beeinflußt sein usw.; und es müßte möglich sein, durch statistische Forschungen den durchschnittlichen Einfluß der Beschaffenheit der verschiedenen Vorfahrengenerationen zu präzisieren. Galton und seine Nachfolger haben dementsprechend sowohl für Menschen als auch für Pferde und Hunde — wobei die Gestüt- und Kennelbücher von Nutzen waren — derartige Untersuchungen durchgeführt. In dieser Weise sind Ausdrücke des durchschnittlichen „ancestralen" Einflusses auf die persönliche Beschaffenheit der Individuen berechnet worden; und die ganze Serie von solcherart gefundenen statistischen Gesetzmäßigkeiten bezeichnet man meistens als Galtons Rückschlagsgesetze oder „Regressionsgesetze" — indem hier ja die Regression der Nachkommen auf die Beschaffenheit der Vorfahren präzisiert wird.

Galtons Rückschlags-gesetze.

Die Galtonschen Gesetze hat man nun, besonders von seiten der englischen biometrischen Schule, als Fundamentalgesetze der Vererbung angesehen. Und sie müßten ja auch als feste Stützen der Darwinschen Selektionslehre gelten, nicht nur indem sie die Realität und das Ausmaß einer Selektionswirkung angaben, sondern auch weil sie als die experimentell oder statistisch sichergestellte Grundlage der Auffassung gelten konnten, daß die Evolution kontinuierlich, durch ganz graduelle Verschiebungen der Eigenschaften, also durch Übergänge ohne sprungweise Änderungen vonstatten gehen kann.

Die durch die Galtonschen Gesetze präzis ausgedrückte Auffassung der persönlichen Beschaffenheit der Individuen als das „Erbliche" ist ja deutlicherweise mit der Auffassung einer kontinuierlichen Evolution unlösbar verquickt. Und als Dritter im Bunde steht die uralte Auffassung der Erblichkeit als eines Übertragungsvorganges irgendwelcher Art, d. h. also die Auffassung, daß die während der individuellen Entwicklung vom Milieu hervorgerufenen, persönlichen Eigentümlichkeiten „erblich" sind. Denn diese beiden Auffassungen wären ja ganz selbstverständlich, sobald es nur sicher ist, daß die im Individuum realisierte persönliche Beschaffenheit an sich das „Erbliche" sei.

Die Frage der Gültigkeit bzw. der Natur der Galtonschen Gesetze hat deshalb eine grundlegende Bedeutung für das weitere Studium der biologischen Hauptprobleme. Es muß merkwürdig erscheinen, daß viele Jahre vergingen, bevor eine nähere Prüfung der Galtonschen Angaben versucht wurde. Hauptsächlich ist dies wohl dadurch begründet, daß die Darwinsche Selektionslehre — sowie die damit verbundene Auffassung der Evolution als kontinuierlich — von der Mehrzahl der Biologen angenommen war; die Scheu der meisten Biologen vor Zahlen und Mathematik mag wohl auch mitgewirkt haben.

Ohne auf eine schwierigere Diskussion der ganzen Sache näher einzugehen, sei hier in Kürze das Wesen der Galtonschen Gesetze präzisiert. Sie sind rein statistische Regeln, die durch Untersuchungen von Populationen — Beständen von Menschen, Tieren und Pflanzen — gewonnen sind. Aber die betreffenden vorliegenden Populationen sind nicht einheitlich gewesen; sie waren samt und sonders Gemenge von Individuen, die oft sehr verschieden „veranlagt“ gewesen sind.

Populationen.

Mit anderen Worten: Galtons Gesetze betreffen unreines Material. Wie man in der Chemie mit reinen Stoffen arbeiten mußte, um die Reaktionen der Körper und ihre Verbindungen richtig zu erkennen, während dagegen ein nicht näher kontrollierbares Stoffgemenge ganz unsichere oder irreführende Resultate der Experimente geben wird, so muß auch in der Erblichkeitsforschung reines Material der Ausgangspunkt der Experimente sein.

Reine Linien.

Wo sichere Selbstbefruchtung vorkommt — wie bei nicht wenigen Pflanzen —, kann relativ leicht reines Material gewonnen werden, indem man „reine Linien“ isoliert. Eine reine Linie ist der Inbegriff aller Nachkommen eines einzelnen absolut selbstbefruchtenden Individuums, das nicht selbst Bastardnatur hat — und dabei ist es Voraussetzung, daß Selbstbefruchtung auch fortan geschieht, denn sonst würde die „Reinheit“ aufhören. Es ist klar, daß eine Population von solchen absoluten Selbstbefruchtern eigentlich aus lauter reinen Linien besteht, deren Individuen wohl miteinander vermengt sein können, jedoch nicht die Reinheit durch gegenseitige Befruchtung stören. Jedes Individuum, für sich gehalten und durch Fortpflanzung vermehrt, kann als Ausgangspunkt einer für die Experimente zu verwendenden reinen Linie benutzt werden. In dieser Weise kann also eine derartige Population in Linien aufgelöst, also gewissermaßen analysiert werden.

Populationsanalyse.

Eine solche Analyse wird in praxi selbstverständlich nur eine „Stichprobe“ der betreffenden Population umfassen können, indem ja niemals die Deszendenz aller Individuen näher verfolgt werden kann. Jedenfalls aber muß das Verhalten reiner Linien eine wichtige Grundlage für die Auffassung der Vererbungsfragen sein. Selbst dort wo Selbstbefruchtung überhaupt nicht vorkommen kann, bei sehr vielen Pflanzen, bei den allermeisten Tieren und in den menschlichen Populationen, müssen doch die durch das Studium reiner Linien erhaltenen Resultate die erste Grundlage für eine Verwertung experimenteller oder statistischer Erfahrungen sein — und die zweite Grundlage wird offenbar die Kreuzung reiner Linien abgeben. — Das Prinzip der reinen Linien ent-

spricht dem Prinzip der Verwendung reiner Substanzen in der chemischen Forschung.

Der berühmte französische Züchter Louis de Vilmorin hatte schon lange vor Darwins Auftreten das Arbeiten mit isolierten Individuen und deren Nachkommen empfohlen, und hierin liegt das Prinzip reiner Linien eigentlich in nuce gegeben. Mit einer eingekauften Partie brauner Prinzeßbohnen unternahm der Verfasser dieser Abhandlung Untersuchungen nach Galtons Muster, und die Resultate stimmten sehr gut mit den seinigen; es ist unnötig dies zu illustrieren. Aber zugleich wurde nach Vilmorin gearbeitet und dadurch also, bei diesen streng selbstbefruchtenden Organismen, eine Reihe von reinen Linien isoliert!

Innerhalb dieser reinen Linien zeigt sich eine Variabilität, die nur wenig der Variabilität der Gesamtpopulation nachsteht; und darum konnten mit ihnen unschwer dieselben Vererbungsuntersuchungen angestellt werden wie mit der Population. Die Resultate einer großen vieljährigen Reihe solcher Untersuchungen — auch mit anderen selbstbefruchtenden Pflanzen wie Gerste u. a. — waren nun sehr schlagend und völlig übereinstimmend. Es wird genügen, ein einziges Beispiel anzuführen. Die folgende Tabelle, ganz der vorhin erwähnten Galtonschen Tabelle entsprechend, wird ohne weiteres verständlich sein.

Erblichkeit des Samengewichts in einer reinen Linie 1903.

Gewichtsklassen der Mutterbohnen	Gewicht der Tochterbohnen in Milligramm									Summe	Mittleres Gewicht der Tochterbohnen
	10	*20*	*30*	*40*	*50*	*60*	*70*	*80*	*90*		
30 mg	.	1	.	2	7	15	19	7	.	51	63·53 *mg* ± 1·56
40 -	.	5	8	41	145	357	202	9	.	767	59·34 - ± 0·34
50 -	1	4	25	126	461	1150	565	59	3	2394	59·51 - ± 8·19
60 -	.	.	17	82	329	820	367	18	.	1633	59·14 - ± 0·23
70 -	.	.	1	8	11	72	39	3	.	134	61·12 - ± 0·83
Summe	1	10	51	259	953	2414	1192	96	3	4979	59·45 *mg* ± 0·53

Ein Blick auf die beiden äußeren Kolumnen der Tabelle zeigt sofort, daß der Steigerung des Gewichts der Mutterklassen hier keine Steigerung des mittleren Gewichts der Tochterbohnen entspricht. (Die Unregelmäßigkeiten bei den Nachkommen der extremsten Mutterklassen sind als „zufällig" zu betrachten, wie es aus den beigefügten sog. „mittleren Fehlern" hervorgeht.) Die bei der früheren Tabelle benutzte Schätzung ergibt hier die Zahl — 0,06 für „Erbe", d. h. sie deutet schon an, daß von Erblichkeit hier nicht die Rede ist. Eine feinere statistische Behandlung der Zahlen aber ergibt als Erblichkeitsziffer — 0,01, welcher Wert ja gleich Null aufzufassen ist. Wir haben demnach „Erbe" 0 und „Rückschlag" 100; in Worten gesagt: In der reinen Linie ist keine Erblichkeit der persönlichen Beschaffenheit der Individuen gefunden; alle Nachkommengruppen gehören im gleichen Grade dem durchschnittlichen „Typus" der Linie an.

Plus- und Minusabweichung nicht erblich.

Alle anderen entsprechenden Versuche stimmen ganz mit dem angeführten überein. Es kann jetzt nach allen derartigen Erfahrungen behauptet werden,

daß nach Auslese der gewöhnlichen Plus- oder Minusabweicher innerhalb einer reinen Linie niemals eine „erbliche" Wirkung beobachtet worden ist, selbst nicht nach fortgesetzter Selektion in vielen Generationen. Die Auffassung der persönlich realisierten Beschaffenheit des individuellen Organismus als das „Erbliche" kann somit nicht richtig sein. Und was die Galtonschen Gesetze betrifft, sieht man leicht ein, daß sie keine fundamentale biologische Bedeutung haben können; sie sind eben nur statistische Ausdrücke dafür, daß verschiedene „biologische Typen" in dem betreffenden, nur anscheinend gleichartigen Material vorhanden gewesen sind. Aus der äußeren Manifestation von Homogenität einer Population — etwa aus einer schön regelmäßigen Reihenvariation der in Frage kommenden Eigenschaften — kann nämlich gar nicht der Schluß gezogen werden, daß die Population wirklich einheitlich sei, d. h. aus konstitutionell übereinstimmenden Individuen bestehe. Die Populationsanalyse mittels Isolierung reiner Linien illustriert dies in der schlagendsten Weise und demonstriert auch zugleich die wahre Natur des Galtonschen Gesetzes, betreffend die Relation zwischen Eltern und Kindern. Die beigefügte Fig. 2 nebst Erklärung wird wohl in der anschaulichsten Weise die Sache illustrieren.

Selektion in reinen Linien.

In den reinen Linien hatte also Selektion der Plus- oder Minusabweicher keine „erbliche" Wirkung, und das ist offenbar eine Folge davon, daß keine „konstitutionelle", sondern nur persönliche Differenzen zwischen den Individuen der einzelnen reinen Linie vorhanden sind. Anders aber in der Population: Hier sind nicht nur Unterschiede in der persönlichen Beschaffenheit der Individuen vorhanden, sondern auch in der inneren Konstitution derselben. Deshalb wirkt die Selektion; sie sortiert gewissermaßen die gemengten verschiedenen „Biotypen". Ein Blick auf die Fig. 2 zeigt sofort, daß z. B. bei Selektion großer Bohnen aus der Gesamtpopulation die reine Linie *C* sehr stark begünstigt wird: die Nachkommen werden also vorzugsweise von dieser Linie abstammen und darum eine bedeutendere Mittelgröße haben als die übrigen Klassen der Population. Und Ähnliches gilt für die Wirkung der Selektion kleiner Bohnen; hier wird die reine Linie *B* besonders beteiligt sein.

Selektion in Populationen.

So ist es sehr leicht zu verstehen, daß bei Populationen nicht einheitlich konstituierter Individuen eine Selektion die Mittelwerte der fraglichen Eigenschaften in die Selektionsrichtung verschieben kann, und daß diese Verschiebung im Laufe einiger Generationen stärker und stärker hervortreten wird, bis eine Grenze erreicht wird, wenn durch die Selektion die Sortierung möglichst weit geführt ist. Das Galtonsche Gesetz ist demnach nur ein Ausdruck der Tatsache, daß die betreffenden Erfahrungen mit unreinem oder jedenfalls nicht genügend analysiertem Material gewonnen sind.

Falls diese kritische Betrachtung des Galtonschen Gesetzes allgemeine Bedeutung hat, wird offenbar die herkömmliche Selektionslehre als Ausdruck eines Naturgesetzes ganz hinfällig. In den elf Jahren, die nach der Publikation der soeben erwähnten Erfahrungen verflossen sind, haben sehr viele Forscher neues Material zuwege gebracht, das wirklich auch die ganze Selektionslehre völlig umgestaltet hat. Mit verschiedenen selbstbefruchtenden Pflanzenspezies sind zahl-

reiche Untersuchungen vorgenommen worden, deren Resultate alle mit unseren übereinstimmen. Ebenso haben die Experimente mit vegetativ vermehrten Organismen derartige übereinstimmende Resultate ergeben; und sogar die am genauesten durchgeführten Selektionsversuche mit fremdbefruchtenden Pflanzen und Tieren bestätigen in schöner Weise unsere Auffassungen über die Unfähigkeit der Selektion, mehr zu leisten als eine Isolierung bzw. Trennung schon gegebener konstitutionell verschiedener Organismen: Selektion persönlich abweichender Individuen schafft somit nichts Neues; eine Verschiebung des „biologischen Typus“ in der Selektionsrichtung ist niemals erwiesen.

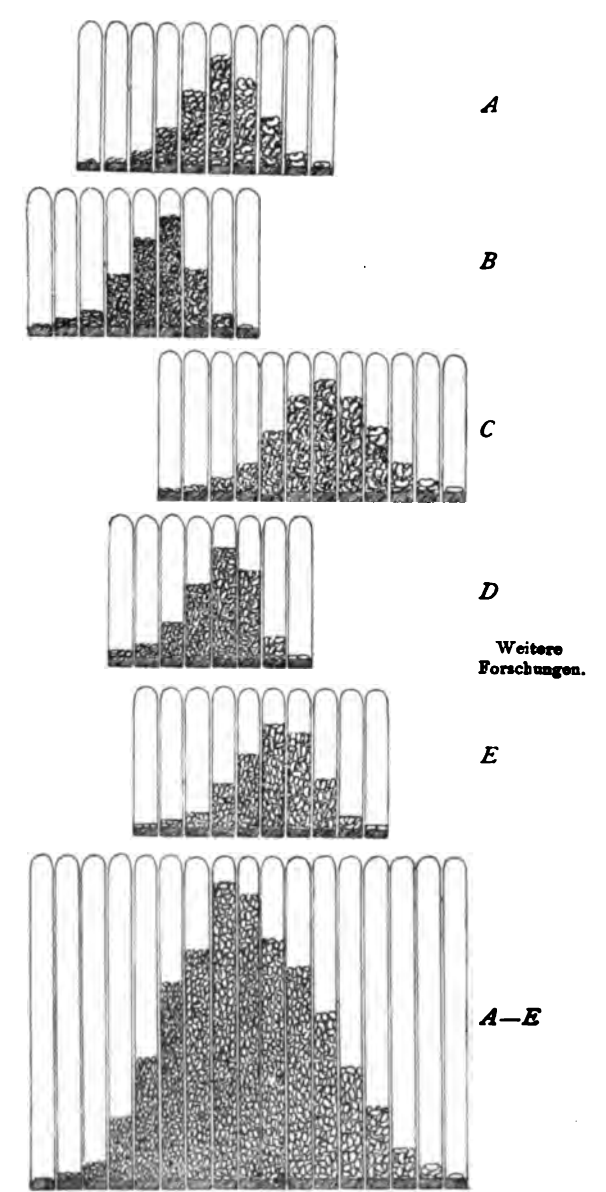


Fig. 2. Diagramm fünf reiner Linien (A, B, C, D und E) von Bohnen, nach Längenmaß in Klassen geordnet und in Probierzylindern montiert. Die gleichwertigen Klassen der verschiedenen Linien sind senkrecht übereinander gestellt. Die verschiedenen Linien greifen in die Variationsgebiete einander sehr stark über; es wird meistens unmöglich sein, der individuellen Bohne anzusehen, welcher Linie sie angehört. Die unterste Bohnenreihe ist eine Population, aus der Summe der fünf reinen Linien gebildet. Die ganze Variantenverteilung in der Population und innerhalb der reinen Linien stimmt so weit überein, daß es unmöglich ist, a priori zu sagen, welche von den sechs Serien ein Gemenge ist. Jede der Einzelfiguren hätte als Illustration der allgemeinen Variabilität — Fig. 1 entsprechend — verwendet werden können.

Weitere Forschungen.

Eine kleine Auswahl der einschlägigen Forschungen möge hier erwähnt werden. Zunächst seien die Erfahrungen einiger für die Praxis arbeitenden Institutionen angeführt. Das berühmte schwedische Züchtungsinstitut in Svalöf hatte schon lange Erfahrungen gemacht, die nicht gut in Einklang mit der älteren Auffassung der Selektionswirkung standen. Durch die daselbst in den letzteren Jahren von Tedin und Nilsson-Ehle ausgeführten wissenschaftlichen Arbeiten wird unsere Kritik der Selektionslehre sehr wesentlich gestützt; und dabei wurde auch näher nachgewiesen, daß gegebene Populationen, etwa ein Hafer-, Gerste- oder Erbsenbestand viel zahlreichere „typische Formen“ umfassen, also viel mehr heterogen sind, als man früher vermuten konnte.

Sehr umfassende Untersuchungen verdanken wir Fruwirth, welcher mit selbstbefruchtenden Kulturpflanzen Resultate erhielt, die mit unseren stimmen. In seinen Versuchen traten —

ganz wie in unseren — ab und zu stoßweise Änderungen der „inneren Konstitution" auf, Änderungen, die aber gar nicht durch Selektion bedingt sind. Fruwirth empfiehlt nun den Züchtern allerdings eine ständige Selektion auch in reinen Linien; die Begründung ist aber eine ganz andere als früher, wo man — ganz wie Darwin meinte — bessere und bessere Qualität und größere und größere „Festheit im Typus" durch die fortgeführte Selektion erwartete. Jetzt aber erblickt man in der fortgesetzten Auslese bei Selbstbefruchtern nur mehr ein Mittel, die betreffenden reinen Linien sicher getrennt zu halten und etwaigen „zufälligen" stoßweisen Änderungen oder Kreuzungen zu entgehen, nicht aber eine „gradweise Verbesserung" zu erhalten.

Während also die Selektionslehre ursprünglich in der Praxis fußte, ist sie — als leitende Theorie — jetzt von der auf Vererbung basierten züchterischen Praxis selbst als irrig erkannt worden, jedenfalls soweit sie reine Linien bzw. konstitutionell einheitlichen Rassen betrifft. (Auswahl der persönlich besten Individuen für den unmittelbaren Gebrauch ist selbstverständlich etwas ganz anderes.)

Außer den genannten Forschern haben verschiedene Botaniker und Zoologen mit Selektion gearbeitet. Diese Arbeiten können in drei Gruppen geteilt werden: Arbeiten mit Selbstbefruchtern, mit ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen und mit Fremdbefruchtern. Die erste Gruppe ist hier schon durch die erwähnten Versuchsreihen genügend repräsentiert.

In der zweiten Gruppe können wir eigentlich nicht von „reinen Linien" sprechen, insofern keine sexuelle Fortpflanzung in Betracht kommt und indem hier auch keine Garantie vorliegt, daß die Organismen nicht Bastardnatur haben. Aber dieses macht doch gerade ein negatives Resultat der Selektion mehr überzeugend: denn falls selbst bei vegetativ vermehrten Bastarden keine Selektionswirkung vorhanden ist, warum wäre dann eine solche Wirkung bei Nichtbastarden zu erwarten?

Klonen. Statt „reine Linie" kann man, nach dem Vorschlag von Webber, mit „Klon" (aus griechisch κλων, Zweig) die ungeschlechtlich gebildete Deszendenz eines einzelnen Individuums bezeichnen. Somit entspräche den Arbeiten mit „reinen Linien" der Selbstbefruchter das Arbeiten mit „Klonen" der vegetativ vermehrten Organismen.

Unter den hierher gehörigen Arbeiten sind die wichtigsten wohl die Studien von H. S. Jennings gewesen. Aus einer Population von *Paramaecium*, einem Infusorientier, hat Jennings eine Reihe von Klonen isoliert. Innerhalb jeder dieser Deszendenzreihen fand sich z. B. in bezug auf die Körperlänge eine große Variabilität; trotz fortgesetzter Selektion wurde aber keine erbliche Wirkung erhalten. Mit acht verschiedenen Klonen wurden diese Versuche durchgeführt, und Jennings illustriert, wie in einem Gemenge dieser Klonen — ganz wie in unserer Bohnenpopulation — Selektion eine Wirkung haben müsse, die dem Beobachter etwas Ähnliches wie eine Galtonsche Regression vorspiegeln würde.

Auch die ursprünglich mit ganz anderen Voraussetzungen begonnene Ar-

beit Woltereck s ist zu einer der schönsten Bestätigungen unserer Auffassungen geworden. Woltereck arbeitete mit Kleinkrebsen (Daphnien); er isolierte — ähnlich wie Jennings — „Klonen" der asexuell sich fortpflanzenden Tiere, und er fand durch lange fortgeführte Selektionen extremer Varianten (speziell in bezug auf die Kopfhöhe der Tiere) negative Resultate in den allermeisten Fällen. Einzelne Ausnahmen kamen vor, die noch nicht klargelegt sind; auch traten stoßweise Änderungen auf — auch hier von Selektion unabhängig entstanden.

Mit Kartoffelknollen hat East entsprechende Resultate erhalten und mit verschiedenen Bakterien haben viele Forscher Selektionsversuche ausgeführt — stets mit dem gleichen negativen Erfolge. Auch mit apogamen Pflanzen, wie z. B. dem gewöhnlichen Löwenzahn (*Taraxacum officinale*), dessen asexuelle Samenbildung Raunkiær entdeckte, hat Hagedoorn Selektionsversuche gemacht — ebenfalls mit negativem Resultate.

Fremdbefruchter.

Die dritte Gruppe der Selektionsforschungen betrifft die Fremdbefruchter. Hier, wo bei jeder Befruchtung zwei Individuen im Spiele sind, können wir kompliziertere Verhältnisse erwarten wegen der äußerst schwierig zu kontrollierenden Kreuzungsmöglichkeit. Eine Diskussion der hier vorliegenden Resultate setzt demgemäß eigentlich Kenntnisse der Konsequenzen einer Kreuzung voraus, die wir erst in dem folgenden Abschnitt erwähnen können. Immerhin sind aber doch so klärende Versuche mit Selektion bei Fremdbefruchtern gemacht worden, daß eine prinzipielle Übereinstimmung mit unserer Auffassung genügend deutlich hervortreten kann. Abweichende Angaben können wir dann später näher betrachten.

W. Towers umfassende Experimente mit Kartoffelkäfern (*Leptinotarsa decemlineata*) können hier zuerst angeführt werden. Farbencharaktere sowie gewisse morphologische Charaktere wurden meistens mit gleichem — nämlich negativem — Resultat einer Selektion unterworfen. In einigen der Fälle hatte Tower sehr bedeutende Resultate der Selektion; aber die Hauptsache ist, daß solche Fälle eben Ausnahmen sind, deren Wesen näher zu prüfen ist. Wir zweifeln keinen Augenblick daran, daß hier im voraus innere konstitutionelle Unterschiede im betreffenden Insektenmaterial vorhanden waren, wie es ja nur zu oft bei solchen Organismen zu erwarten ist. Es ist doch eigentlich merkwürdig, daß hier eine Selektionswirkung nicht die Regel war — hätte Tower Selektion aus der Gesamtpopulation ausgeführt, statt mit den Nachkommen einzelner Paare zu operieren, würde auch das Resultat anders ausgefallen sein.

Wohl die elegantesten Selektionsexperimente mit Tieren sind von R. Pearl ausgeführt. Sie betreffen Hühnerrassen und galten besonders der Eierproduktion, deren Ergiebigkeit als „erbliche" Eigenschaft studiert wurde. Pearl hat dabei das Prinzip der reinen Linien hier, soweit es möglich war, zur Anwendung gebracht. Und er betrachtet demgemäß einen Hühnerbestand als aus einer Anzahl in bezug auf Eierproduktionsfähigkeit recht verschiedenartiger „Blutlinien" bestehend, indem durch dieses Wort ein dem Begriffe „reine Linie" analoger Sinn ausgedrückt wird — natürlich mit der Unsicherheit,

welche die Fremdbefruchtung hier bedingt. Jede „Blutlinie" hat ihre „typische" Produktionsfähigkeit, und die beste Art, diese annähernd zu bestimmen, ist die Beurteilung der ganzen Nachkommenschaft der betreffenden Eltern — also genau wie wir mit den reinen Linien operieren.

Dabei ist nun die Variabilität der Produktion innerhalb der „Blutlinien" oft ebenso groß wie im gesamten Bestand — auch dem Verhalten reiner Linien zur Population entsprechend — und ganz wie wir in einer gemengten Population verstehen können, obwohl die Selektion in reinen Linien nicht wirkt. So auch in Pearls Falle: Persönliche Plus- oder Minusvariation hat an sich keine Bedeutung für die Beschaffenheit der Nachkommen. Wegen der hier sehr großen Variabilität kann sogar in der Gesamtpopulation die Selektion sehr schwankende Resultate ergeben: mitunter Anläufe einer Wirkung, nachher wieder Rückgang. Das Resultat in den verschiedenen Generationen ist nämlich davon abhängig, ob die hohe persönliche Produktivität der ausgewählten Individuen wesentlich nur durch äußere Beeinflussungen oder aber vorzugsweise durch die „innere Konstitution" bedingt war.

Auch mit fremdbefruchtenden Pflanzen hat man entsprechende Resultate in bezug auf sehr viele Charaktere gefunden. Gates' Arbeiten mit *Oenothera*, Shulls und Easts Untersuchungen mit Mais, und viele andere Studien könnten als Belege erwähnt werden. Die Hauptsache bleibt dabei die Einsicht, daß allein die „innere Konstitution" (die „Veranlagung", wie man populär sagt) eines Individuums seinen „züchterischen Wert", also die für Erblichkeit in Frage kommende Beschaffenheit seiner Nachkommenschaft bedingt. Die persönliche Beschaffenheit eines Individuums ist hier überhaupt irrelevant.

Persönliche Beschaffenheit und innere Konstitution.

Wir haben also ganz scharf zwei Dinge zu trennen, einerseits die persönlich realisierten Eigenschaften der Organismen und anderseits deren „innere Konstitution". Die persönlich realisierten Charaktere sind als Reaktionen der inneren Konstitution zu betrachten; aber wie schon im zweiten Kapitel angedeutet und durch die soeben erwähnten Untersuchungen zur Evidenz demonstriert, kann aus der persönlichen Beschaffenheit kein sicherer Schluß auf die innere Konstitution des betreffenden Individuums gezogen werden.

Übertragung. **Reaktionsnorm.**

Diese Erkenntnis bildet eigentlich die schärfste aller Grenzen zwischen der jetzigen Erblichkeitsforschung und der älteren, etwa durch die Konzeptionen Darwins und seiner Anhänger repräsentierten. Denn die ältere Forschung operierte mit realisierten Charakteren (Organbeschaffenheiten, Einzeleigenschaften u. dgl.), als ob solche an sich „erblich" wären; und sie mußte demgemäß notwendigerweise mit dem Begriffe „Übertragung" rechnen. Die jetzige Forschung betrachtet aber alle realisierten Charaktere eigentlich nur als Symptome einer „inneren Konstitution", welche die Reaktionsnorm des betreffenden Organismus bedingt — und welche zu eruieren die wichtigste Aufgabe ist. Und der Begriff „Übertragung" wird dabei ganz zur Seite geschoben —, höchstwahrscheinlich wird er aus der eigentlichen Vererbungslehre verschwinden, um bei den Erscheinungen sog. „falscher" Erblichkeit eine Domäne zu finden.

Im Interesse einer stetigen scharfen Präzisierung des fundamentalen Unterschieds zwischen realisierten Charakteren und innerer Konstitution hat man eine besondere Terminologie gebildet.

Was die realisierten Charaktere betrifft — die durch Beobachtung, Messungen usw., kurz durch „Inspektion" der fraglichen Individuen meistens unmittelbar zu erkennen sind —, wird es bei alternativer Variabilität (vgl. S. 601) leicht sein, die verschiedenen Alternativen, also verschiedene „Typen", auseinander zu halten. Und bei Variationsreihen lassen sich die Mittelwerte meistens als „typisch" präzisieren. Alle solche Typen der Beschaffenheit sind meßbare oder jedenfalls sonst präzisierbare reale Erscheinungen, greifbare Phänomene. Sie können darum Phänotypen (Erscheinungstypen) genannt werden. Und Individuen, die zum gleichen Phänotypus hingeführt werden können, sind als erscheinungsgleich (isophän) zu bezeichnen — falls man hier überhaupt eine Bezeichnung nötig hat.

Typen. Phänotypus.

Was aber die nicht direkt in die Erscheinung tretende „innere Konstitution" betrifft, benutzen wir das Wort „Genotypus" (Anlagetypus oder eigentlich Werdegangstypus) für den Inbegriff aller Elemente der Konstitution, durch welche die Reaktionsnorm der beiden grundlegenden Gameten (S. 599) bzw. der Zygote bedingt ist. Das Wort Gen, bzw. die Gene, bezeichnet die einzelnen Elemente oder Einheiten des Genotypus; wir werden sehen, daß diese Einheiten jedenfalls teilweise trennbar sind. Individuen, die gleichen Genotypus haben, könnten als „isogen" bezeichnet werden.

Genotypus. Gen.

Indem nun aber der Genotypus bzw. die Gene als solche nicht direkt zu erkennen sind — ebensowenig wie etwa die chemischen Molekülkonstitutionen —, benutzen wir meistens die adjektivische Form „genotypisch". Wir sind dabei imstande, in vielen Fällen mit Sicherheit von genotypischen Unterschieden oder Übereinstimmungen zu sprechen. Organismen, die genotypisch identisch sind, bezeichnen wir als zum gleichen Biotypus gehörend.

Biotypus.

Nach den hier schon mitgeteilten Erfahrungen können wir, mit Benutzung dieser präziseren Terminologie, folgende allgemeine Resultate konstatieren: Individuen von gleichem Phänotypus können genotypisch sehr verschieden sein, also verschiedenen Biotypen angehören — wie es in den anscheinend einheitlich variierenden Beständen so oft mittels Bestandesanalyse nach dem Prinzip der reinen Linien gefunden wurde. Und, umgekehrt, „isogene" Individuen brauchen nicht „isophän" zu sein, d. h. Individuen eines gegebenen Biotypus können phänotypisch recht verschieden sein — nämlich je nach dem Einfluß der ganzen Lebenslage während des Verlaufs der individuellen, persönlichen Entwicklung.

Und in bezug auf Selektion kann ein Hauptresultat ganz scharf solcherart formuliert werden: Selektion hat niemals eine Verschiebung der genotypischen Beschaffenheit in die Selektionsrichtung hervorgerufen. Jedenfalls fehlt jeder Beweis einer solchen Wirkung.

Selektion verschiebt den Genotypus nicht

Gegen die hier repräsentierte Auffassung der völligen Unfähigkeit einer Selektion, genotypische Änderungen hervorzurufen, sind nun allerlei Ein-

wände gemacht worden. Sie können in zwei verschiedene Gruppen eingeteilt werden. Erstens nämlich Untersuchungen, die widersprechende Resultate ergaben. Diese sind, soweit sie näher betrachtet werden können, mit Beständen ausgeführt, die genotypisch nicht einheitlich gewesen sind, und bei denen eine kritische Analyse nicht durchgeführt worden ist oder werden konnte. Zweitens Diskussionen, in welchen der fundamentale Unterschied zwischen Phänotypus und Genotypus entweder gar nicht berücksichtigt oder aber mißverstanden und mit anderen Distinktionen konfundiert wurde. Es kann hier nicht der Ort sein, dieses näher nachzuweisen, und ein solcher Nachweis wird jetzt um so weniger nötig sein, als das ganze große Gebiet der modernen Kreuzungsuntersuchungen Resultate ergeben hat, die nicht nur völlig mit den hier vertretenen Auffassungen stimmen, sondern sie auch ganz wesentlich erweitern und vertiefen. Wir werden in dem folgenden Abschnitte diese Sache näher entwickeln.

Zunächst seien, als Abschluß unsrer Betrachtungen über Selektion, einige wichtige „nicht-erbliche" Selektionswirkungen, die richtig aufgefaßt werden müssen, hier kurz erwähnt!

„Persönliche" Wirkung einer Selektion. Durch Selektion kann nämlich jeder Bestand als solcher — wie er auch genotypisch beschaffen sein mag — sofort geändert werden. Eliminiert man minderwertige Individuen, wird der Durchschnittswert der restierenden um so viel besser. Und operiert man in dieser Weise Jahr nach Jahr, Generation nach Generation — so hält die Selektion die betreffende „Rasse" auf dem Höhepunkt. Sehr einfach — diese Sache hat große praktische Bedeutung, aber mit Erblichkeit hat sie nichts zu tun,

Und würden etwa alljährlich zwei Beete mit Samen eines und desselben genotypisch einheitlichen Saatgutes bestellt, derart, daß in das eine Beet die größten Samen, in das andere Beet die kleinsten Samen gelegt werden, so würde man jedes Jahr einen Unterschied, z. B. in der Größe der Individuen finden; auch in bezug auf Widerstandsfähigkeit gegen Schädlinge aller Art wären unzweifelhaft große Unterschiede vorhanden. Im allgemeinen würde man wohl die besten Resultate mit den größten Samen erhalten. Diese augenfällige Selektionswirkung ist aber ebenfalls rein „persönlich"; sie hört mit der Selektion auf — und hat nichts mit Erblichkeit zu tun. Im Naturleben muß eine derartige Selektion eine große Rolle spielen — für den Zustand der Biotypen mag sie große Bedeutung haben; für „erbliche Evolution" aber keine.

Weitere Beispiele sind hier nicht nötig. Hauptsache ist, hier zu betonen, **Züchtung.** daß die Züchtung im engeren Sinne (die Rassenverbesserungsbestrebungen, welche mit Erblichkeit operieren) nicht mit der unmittelbaren Verwertung der Individuen verwechselt werden darf. Große Konfusion entsteht durch Übersehen dieser, sowohl für Praxis als für Forschung wichtigen Sache, welche ein Ausdruck des fundamentalen Unterschiedes zwischen persönlicher (phänotypischer) und erblicher (genotypischer) Beschaffenheit ist.

Über sog. Nachwirkung der persönlichen Beschaffenheit, besonders der Mütter, wird später die Rede sein.

Kleinspezies, Sippen und Biotypen.

4. Die Einheiten der Vererbung. Mendelismus. Wir haben im vorigen Kapitel gesehen, daß die Bestände oder Populationen vermeintlich homogener Rassen oft zahlreiche verschiedene Biotypen enthalten können, die erst durch Analyse nach dem Prinzip der reinen Linien erkannt werden können. Diese Erkenntnis bedeutet gewissermaßen eine weitere Entwicklung der Einsicht, die sich schon seit Mitte des vorigen Jahrhunderts allmählich geltend gemacht hat, daß nämlich viele der Linnéschen Spezies, darunter selbst solche, die früher als sehr „gut" präzisiert wurden, oft aus einer ganzen Menge mehr oder wenig voneinander abweichenden „Sippen" zusammengesetzt sind. Man hat solche Sippen auch als Elementararten oder „Kleinspezies" bezeichnet; sie sind sozusagen die Einheiten der systematischen naturhistorischen Einteilung. Was für solche umfassende Pflanzenarten, etwa *Viola tricolor* (Stiefmütterchen), *Draba verna* (Hungerblümchen) u. a. zutrifft, paßt auch für sehr viele Tierspezies, besonders augenfällig wohl unter den Insekten, wie die Systematik der Käfer, Schmetterlinge u. v. a. zeigt.

Und nun sieht man also ein, daß selbst derartige Elementararten nicht einheitlich sein müssen, sondern kollektive Begriffe sind, insofern sie nämlich verschiedene Biotypen umfassen. Die Systematik wird durch Bestandesanalysen nach dem Prinzip der reinen Linien (bzw. mittels Isolation von „Klonen" oder Trennung verschiedener „Blutlinien") erst vollkommen durchgeführt, da es ja das Ziel einer idealen naturhistorischen Systematik wäre, die verschiedenen natürlich vorkommenden oder künstlich gezüchteten Biotypen präzisieren und unterscheiden zu können — ähnlich wie etwa die chemische Systematik jeden natürlich oder künstlich entstandenen Stoff seiner Konstitution gemäß präzisieren und von anderen unterscheiden zu können wünscht.

Systematik und Deszendenzlehre.

Die Durchführung einer derartigen idealen Systematik ist nun für die Naturgeschichte eine Unmöglichkeit; aber nichtsdestoweniger ist es von großer prinzipieller Bedeutung bei allen Diskussionen über Deszendenz- und Evolutionsfragen, dieses Ideal im Auge zu behalten, oder jedenfalls nie zu vergessen, daß die gewöhnliche systematische Einteilung der Organismen — nach ihren gröberen phänotypischen Erscheinungen bei gegebener Lebenslage — eine ganz unzulängliche Grundlage für strengere wissenschaftliche Diskussionen über Abstammungs- und Vererbungsfragen abgibt.

Hierin liegt einer der schwachen Punkte der von der Systematik ausgehenden Spekulationen über Deszendenzfragen: die unzulängliche, nur phänotypische Analyse, die noch bei weitem nicht durchgeführte Trennung und Auseinanderhaltung der Begriffe Phänotypus und Genotypus. Die weiteren Fortschritte auf dem Gebiete der genotypischen Bestandesanalyse werden hier allmählich unserer Einsicht bessere Grundlagen geben.

Bestandesanalyse und Eigenschaftsanalyse.

Für die Bestandesanalyse ist das einzelne Individuum gewissermaßen die letzte Einheit — oder jedenfalls der Ausgangspunkt der Forschung. Ein „Individuum" ist nun aber durchaus keine „Einheit", sondern eine Vielheit. Nicht nur in dem Sinne, daß es aus Zellen bzw. aus Organen „zusammengesetzt" und dabei normalerweise fortpflanzungsfähig, also nicht „unteilbar" ist, son-

dern auch in tieferem Sinne: Der Genotypus besteht aus einer unzweifelhaft sehr großen Anzahl von „genotypischen Elementen", die als „Gene", „Erbeinheiten", „Eigenschaftsfaktoren" oder sonstwie bezeichnet werden. Über deren Natur wissen wir nichts. Daß sie — wenigstens in vielen Fällen — trennbar und frei kombinierbar sind, ist ein Hauptresultat der modernen „Eigenschaftsanalysen", die jetzt im Zentrum der Vererbungsforschung stehen, und die wir nun näher zu betrachten haben.

In einer reinen Linie haben — wo nicht besondere Störungen eingetreten sind — alle Individuen gleiche genotypische Beschaffenheit, etwa wie die Kristalle eines reinen Stoffes gleiche chemische Konstitution haben, wie groß auch die individuellen Variationen — die phänotypischen Differenzen — sein mögen. Und wie für eine Prüfung der chemischen Konstitution eines Stoffes seine Reaktion mit anderen Substanzen eine ganz wesentliche Rolle spielt, so auch bei Untersuchungen der genotypischen Natur eines Biotypus. Die Kreuzung (Bastardierung) oder ganz allgemein die Vereinigung zweier genotypisch nicht identischer Gameten zu einer Zygote ist darum das allerwichtigste Mittel zum Studium der genotypischen Konstitution vorliegender Organismen.

Kreuzung.

Befruchtung.

Zygoten und Gameten.

Jeder Organismus, welcher durch Befruchtung gebildet wird, hat — mit den beiden beteiligten Gameten verglichen — Doppelnatur. Und alle die unzähligen Zellen, welche im Laufe der Entwicklung der neugegründeten Zygote — zu einer Pflanze, einem Tier oder einem Menschen — gebildet werden, behalten diese Doppelnatur bei. Sie zeigt sich auch ganz deutlich bei der mikroskopischen Untersuchung der Zellkerne; wie im zweiten Bande (Botan. Teil S. 61, Zool. Teil S. 111) näher erwähnt, sind nämlich augenfällige Strukturelemente in doppelt so großer Anzahl in den Körperzellen als in den Gameten vorhanden.

Wenn nun das betreffende Individuum geschlechtsreif wird, wenn also Gametenbildung einsetzt, erfolgen in den betreffenden Organen besondere Teilungsvorgänge, deren Resultat die Bildung von Zellen mit zur halben Anzahl reduzierten Strukturelementen ist. Diese „reduzierten" Zellen selbst oder Zellen, die durch weitere Teilungen — mit Beibehaltung der erreichten Reduktion — aus ihnen entstehen, sind eben die Gameten. Gegenüber den Körperzellen haben sie somit „Einfachnatur". Vereinigen sich nun eine Ei- und Samenzelle, wird eine neue Zygote — mit Doppelnatur — gebildet, und so geht das Spiel weiter in den nacheinander folgenden Generationen.

Der meistens so auffällige äußere Unterschied zwischen Ei- und Samenzelle ist, in bezug auf die eigentlichen Vererbungsfragen, ganz ohne Bedeutung. Wenn nur die sich bei einer Befruchtung beteiligenden beiden Gameten genotypisch identisch sind, wie es z. B. in reinen Linien der Fall ist (von Störungen abgesehen), wird immer eine Zygote gebildet, die zweimal dieselbe genotypische Konstitution erhält; eine solche Zygote ist also gleichartig-doppelt. Sie wird eine Homozygote genannt, und das sich aus ihr entwickelnde Individuum wird als homozygot bezeichnet. Aus einem homozygoten Individuum werden normalerweise nur genotypisch gleiche Gameten entstehen:

Homozygoten.

Kein Wunder, daß in reinen Linien „die innere Konstitution" fest bleibt, wie es im vorigen Kapitel erwähnt wurde.

Ganz anders aber, wenn die Befruchtung in einer Vereinigung zweier Gameten von ungleicher genotypischer Beschaffenheit besteht. Alsdann wird die Zygote ungleich-doppelt, eine Heterozygote, und das aus dieser Zygote hervorgehende Individuum ist heterozygot in seiner genotypischen Konstitution. Jede Kreuzung führt unmittelbar zur Bildung einer Heterozygote. Früher definierte man „Bastard" als ein durch Kreuzung entstandenes Individuum, also als ein Individuum, dessen Eltern verschiedenen Rassen oder Spezies angehören. Jetzt wird oft eine mehr allgemeine Definition benutzt, indem man häufig einen Bastard als ein durch die geschlechtliche Vereinigung zweier „in ihren erblichen Eigenschaften" (d. h. also genotypisch) verschiedenen Eltern erzeugtes Individuum definiert. Selbst bei dieser Definition, die glücklich unabhängig von den diffusen Begriffen „Rasse", „Spezies" u. dgl. ist, wird die Hauptsache doch nicht genügend scharf präzisiert, nämlich die Vereinigung zweier genotypisch nicht identischer Gameten.

Heterozygoten.

Bastard.

Demnach kann man einen Bastard physiologisch als ein heterozygotes Wesen definieren, ohne Rücksicht auf die genealogische Vorgeschichte seiner Bildung. Diese rein physiologische Definition bietet sehr viele Vorzüge gegenüber den älteren genealogischen Definitionen.

Die ältere Forschung über die durch Kreuzung erzeugten Bastarde können wir hier nicht berücksichtigen. Es war bekannt, daß besonders die Bastardnachkommen sehr bunte Variationsverhältnisse zeigen können, derart, daß man mitunter von „Gesetzlosigkeit" dieser Variationen sprach.

Mit den jetzt berühmten Arbeiten Gregor Mendels, vor etwa 50 Jahren ausgeführt, wurde die Grundlage der modernen Bastardforschung gelegt. Allerdings wurde erst um die Jahrhundertwende die Bedeutung dieser Arbeiten recht verstanden, nachdem Correns, v. Tschermak und De Vries sozusagen Mendels Erfahrungen wieder entdeckt hatten. Eine ganze Reihe von Forschern arbeitet jetzt auf diesem Felde, wie schon oben angedeutet.

Schon Mendel selbst folgte den drei wichtigen Prinzipien: 1. Zahlenmäßige Feststellung der Variationsverhältnisse (Variationsstatistik), 2. strenges Auseinanderhalten der verschiedenen Generationen und 3. gesonderte Berücksichtigung jedes einzelnen Charakters oder „Merkmals" der betreffenden Organismen. Dabei war es für Mendel auch noch ganz selbstverständlich, daß der Ausgangspunkt für die Kreuzung homozygote Individuen waren.

Der allereinfachste Fall ist der, daß die zwei in Frage kommenden Homozygoten nur in einem Punkte voneinander abweichen. Der Bastard wird dann nur einfach-heterozygot.

Einfache Heterozygoten.

Kreuzt man zwei reine Linien von Bohnen, die eine durch violette, die andere durch weiße Blüten charakterisiert, sonst aber gleich, erhält man Bastardindividuen mit hellvioletten Blüten, ungefähr ein Mittelding zwischen den Eltern. Und alle Bastardgeschwister aus derselben Kreuzung sind einander ebenso ähnlich wie homozygote Geschwister aus einer reinen Linie. Die Ba-

stardgeschwister haben hier ja auch alle die gleiche genotypische Konstitution: jedenfalls in bezug auf violett sind sie alle heterozygot.

Parentale Generation und Filialgenerationen.

Die unmittelbar durch Kreuzung gebildeten Bastardindividuen werden als erste Nachkommengeneration oder erste Filialgeneration bezeichnet und dementsprechend mit dem Zeichen F_1 markiert. Die zur Kreuzung verwendeten Eltern werden als parentale Generation (P) bezeichnet. Hier bestand also die Generation P aus weißblühenden und violettblühenden Individuen, während F_1 aus lauter hellviolettblühenden Individuen besteht.

Die Nachkommen der F_1-Generation werden als zweite Filialgeneration, F_2, bezeichnet; die Nachkommen der F_2-Generation bilden die F_3-Generation usw.

Spaltung.

Die F_1-Generation besteht — falls die beiden P-Organismen homozygot waren — aus genotypisch gleichen Individuen; wie ist aber die F_2-Generation beschaffen? In bezug auf diese Frage hat man lange gewußt, daß diese Generation sehr bunte Verschiedenheiten zwischen den Individuen aufweisen kann. Mendel war aber der erste, welcher das Wesen der Sache erfaßt hat. Im vorliegenden Fall wird F_2 aus violett-, hellviolett- und rein weißblühenden Pflanzen bestehen, und zwar im Verhältnis 1 : 2 : 1, selbstverständlich mit einem Spielraum für „zufällige Abweichungen“, dessen Größe die Variationsstatistik hier selbst voraussagen und somit kontrollieren kann.

Mendel erklärte sich derartige Zahlenverhältnisse der F_2-Generation durch die Annahme, daß je zwei einander entsprechende abweichende „Merkmale“ — hier also „violett“ bzw. „weiß“ in der Blüte —, indem sie der durch Kreuzbefruchtung entstehenden Zygote einseitig zugeführt werden, ein ungleichartiges „Merkmalspaar“ bilden. Und ein solches Merkmalspaar trennt sich oder „spaltet“, wenn die betreffenden heterozygoten Individuen (F_1) Gameten bilden, derart, daß jede Gamete, einerlei ob Ei- oder Samenzelle, entweder den einen „Paarling“ oder den anderen (hier also entweder „violett“ oder „weiß“) bekommt. Indem nun also zwei verschiedene Beschaffenheiten von Eizellen sowie von Samenzellen durch die „Spaltung“ realisiert werden, sind vier verschiedene Kombinationen von Ei- und Samenzelle möglich; in unserem Beispiel: 1. violett mit violett, 2. violett mit weiß, 3. weiß mit violett und 4. weiß mit weiß. Dieses ergibt ein violettes, zwei hellviolette und ein weißes Individuum pro vier Individuen — also im allgemeinen 25, 50 und 25 Prozent der drei Phänotypen, wie die Erfahrung auch bestätigt.

Indem wir mit V das Merkmal „Violett“ (bzw. seine „Repräsentation“ in den Gameten) bezeichnen, und mit v das Merkmal „Weiß“ (Fehlen der violetten Farbe bzw. der „Repräsentation“ dieses Charakters) markieren, gibt das folgende Schema eine Übersicht der hier erwähnten sog. Mendelschen Bastardspaltung in ihrer allereinfachsten Form, wie sie nämlich bei Organismen erfolgt, die nur in einem Punkt heterozygot sind. Wir haben:

Die beiden P-Individuen (Eltern) . . . VV und vv
Gameten der P-Individuen . . . . . V und v
Der Bastard, F_1 Vv
Nach „Spaltung“:
Gameten des Bastardes . . . . . . V und v

Kombinationsmöglichkeiten:

Ei V mit Samen V gibt die Zygote VV
„ V „ „ v „ „ „ Vv
„ v „ „ V „ „ „ vV
„ v „ „ v „ „ „ vv

Hieraus die Beschaffenheit der Bastardnachkommen F_2 . . . 1 VV : 2 Vv : 1 vv

Die Generation F_3 . . . . VV 1 VV : 2 Vv : 1 vv vv

Ist die Mendelsche Voraussetzung richtig, so ist zu erwarten, daß sowohl die violetten als die weißen Individuen der F_2-Generation homozygot sind und demgemäß (Selbstbefruchtung bzw. Befruchtung mit gleich beschaffenen Individuen vorausgesetzt) nur Nachkommen ihresgleichen bilden — also keine Spaltungserscheinungen zeigen. Dagegen werden die hellvioletten Vv-Individuen der F_2-Generation den F_1-Individuen ganz gleich sein müssen und dieses trifft auch zu, wie es im obigen Schema illustriert ist.

Der hier als Beispiel besprochene Fall ist auch darin sehr durchsichtig, daß man der F_1-Generation — und überhaupt den Individuen mit der Formel Vv — sofort ansehen kann, daß sie heterozygot ist. Ein solches Verhalten liegt aber meistens nicht vor. In derartigen Fällen sind nämlich die Heterozygoten persönlich nicht oder kaum von der einen P-Form zu unterscheiden, und die F_1-Generation sieht ganz oder fast ganz wie einer der Eltern aus. Mitunter kann allerdings eine nähere Analyse einen größeren oder kleineren Unterschied sicher aufdecken — es ist dies aber meistens ganz gleichgültig. Die Hauptsache ist hier, daß durch die erwähnte Spaltung die F_2-Generation nach der Proportion 3 : 1 geteilt erscheint. Wie schon in unserem Falle drei violettblühende, mehr oder wenig stark gefärbte Individuen auf ein weißblühendes Individuum kommen (nämlich 1 VV + 2 Vv gegen 1 vv), so auch in außerordentlich vielen anderen Fällen.

Dominanz.

Indem, wie gesagt, Mendel in seinen Diskussionen mit „Merkmalen" oder vielmehr mit „Merkmalspaaren" operierte, nannte er dasjenige „Merkmal" eines „Paares", welches sich in F_1 manifestiert, dominierend und bezeichnete es mit einem großen Buchstaben; das andere „Merkmal" aber, das sich nicht manifestiert, wurde „rezessiv" genannt und mit dem entsprechenden kleinen Buchstaben bezeichnet. Diese Ausdrücke und Zeichen werden stets noch benutzt; mit der Verschiebung unserer Auffassung der Mendelschen „Paarlinge" hat sich aber auch die Bedeutung der beiden Termini und deren Zeichen geändert.

Ohne Berücksichtigung der Geschichte der Entwicklung unserer Einsicht in die Spaltungserscheinungen der Heterozygoten kann hier gleich betont werden, daß man jetzt die Lehre von Merkmalspaaren ganz aufgegeben hat; und dasselbe gilt der Auffassung, daß Einzeleigenschaften bzw. deren „Repräsentanten" als Einheiten bei den Spaltungen auftreten. Wie schon früher betont, faßt man jetzt Eigenschaften als Reaktionen auf, ähnlich wie in der Chemie. Und mit dieser Auffassung wird der Ausdruck „Dominieren" (oder „Dominanz") einer Eigenschaft nichts anderes bedeuten, als daß die betreffende Reaktion sich deutlich manifestieren kann, selbst wo die in Frage

kommende Eigentümlichkeit der genotypischen Konstitution nur heterozygot vorhanden ist, also nur einseitig der Zygote zugeführt wurde.

Presence und Absence.

Besonders Bateson und seine Schule haben die sog. „Presence- und Absencelehre" entwickelt, nach deren Auffassung ein Mendelsches „Eigenschaftspaar" durch Anwesenheit und Fehlen eines einzelnen genotypischen Faktors (eines „Gens", wie wir sagen) in der Zygote repräsentiert ist. Die Formeln VV, vv und Vv für die homozygot violettblühende Bohne, bzw. für die homozygot weißblühende und für die heterozygot violettblühende Bastardpflanze würden — indem Violett ja hier dominiert — demnach aussagen, der Unterschied zwischen „Violett" und „Weiß" sei durch Anwesenheit eines Faktors, V, in der genotypischen Konstitution der violettblühenden Rasse — und Fehlen desselben Faktors bei der weißblühenden Rasse — bedingt.

Indem Bateson Mendels klassische Untersuchungen über Erbsenbastarde bespricht, durch welche u. a. gefunden wurde, daß bei Kreuzung gelbkerniger Erbsenrassen mit grünkernigen die gelbe Farbe der Kerne (der Keimblätter in den reifen Samen) über „grün" dominiert, sagt er: Die bei der Reife grün bleibenden Erbsen verdanken diese ihre rassereine Eigenschaft dem Fehlen desjenigen Faktors, welcher, falls anwesend, die grüne Farbe in gelb verwandeln würde. Wir werden diese hier so scharf präzisierte Auffassung später näher betrachten.

Im Laufe der letzten 14 Jahre ist nun eine sehr große Anzahl hochwichtiger Eigenschaftsanalysen gewonnen worden, die wir durch Beispiele beleuchten werden. Zunächst seien Beispiele einfacherer Natur erwähnt. Schon Mendel war sich darüber klar, daß eine sehr weitgehende Unabhängigkeit der verschiedenen „Eigenschaften" vorhanden sein konnte. Es sei hier gleich eines seiner klassischen Beispiele angeführt. Zwei Erbsenrassen wurden gekreuzt, die Samen der einen Rasse waren gelb- und rundkernig, die Samen der anderen Rasse aber grün- und kantigkernig. Die F_1-Generation hatte hier gelb- und rundkernige Samen; „gelb" und „rund" dominierten gegenüber „grün" und „kantig". Die F_2-Generation umfaßte 556 Samen; davon waren bei der Reife:

Rund- und gelbkernig	315	oder	9,06	pro	16
Rund- und grünkernig	108	„	3,11	„	16
Kantig- und gelbkernig	101	„	2,91	„	16
Kantig- und grünkernig	32	„	0,92	„	16

Daß hier gänzliche Unabhängigkeit der verschiedenen Eigenschaften vorhanden war, geht aus den relativen Häufigkeiten der vier Kombinationen hervor. Bezeichnen wir, Mendels Schreibweise folgend, Gelb mit G und Grün mit g, Rund mit R und Kantig mit r, so sind die beiden P-Organismen — indem wir nur die angeführten Eigenschaften berücksichtigen — mit

$$\underbrace{RR,\ GG}_{\text{Rund, Gelb}} \quad \text{bzw.} \quad \underbrace{rr,\ gg}_{\text{Kantig, Grün}}$$

zu bezeichnen.

Zweifache Heterozygotie.

Und die genotypische Formel des Bastardes F_1 wird demgemäß die fol-

gende sein: *Rr, Gg*, in welcher Formel die zweifache Heterozygotie zum Ausdruck gelangt.

Durch die „Spaltung" — falls sie ungehindert erfolgt — müssen nun viererlei verschiedene Gametenkonstitutionen entstehen, alle hier möglichen Kombinationen zeigend:

R, G	*R, g*	*r, G*		*r, g*
Rund, Gelb	Rund, Grün	Kantig, Gelb	und	Kantig, Grün.

Werden nun diese Kombinationen gleich häufig realisiert, und werden wie zuvor — bei der nunmehr eintretenden Befruchtung — die verschieden beschaffenen Eizellen ebenfalls gleich häufig mit allen verschiedenen männlichen Gameten vereinigt, so werden wir viermal vier, also 16 gleich häufige Zygotenkonstitutionen erhalten.

Kombinationsschema.

Dieses wird am leichtesten durch ein systematisch geordnetes Schema der möglichen Gameten und ihrer Kombinationen zu Zygoten übersichtlich gemacht, ein Schema, das uns zugleich als allgemeines Kombinationsschema bei zweifacher Heterozygotie dienen kann. Statt *R* und *G* benutzen wir die Buchstaben *A* und *B* ganz abstrakt.

Allgemeines Kombinationsschema bei zweifacher Heterozygotie.

Beschaffenheit der einen Gamete	Beschaffenheit der anderen Gamete			
	A, B	*A, b*	*a, B*	*a, b*
A, B	*AA, BB**	*AA, Bb*	*Aa, BB*	*Aa, Bb!*
A, b	*AA, Bb*	*AA, bb**	*Aa, Bb!*	*Aa, bb*
a, B	*Aa, BB*	*Aa, Bb!*	*aa, BB**	*aa, Bb*
a, b	*Aa, Bb!*	*Aa, bb*	*aa, Bb*	*aa, bb**

Indem *A* und *B* hier die Reaktionen „Rund" bzw. „Gelb" hervorrufen (auch wenn sie nur einseitig, „in einer Dosis", der Zygote zugeführt sind), erhalten wir leicht durch Aufzählung aller 16 Fälle:

9 Fälle Rund und Gelb
3 Fälle Rund und Grün
3 Fälle Kantig und Gelb
1 Fall Kantig und Grün.

Es stimmt diese Angabe genügend mit den von Mendel gegebenen Daten überein; denn die Abweichungen, die aus der vorigen Tabelle zu sehen sind, fallen weit innerhalb der Grenzen der „Zufälligkeit", was hier nicht näher dokumentiert werden kann.

Das soeben gegebene Kombinationsschema zeigt übrigens, daß vier der Kombinationen (mit ! versehen) ganz wie F_1 beschaffen sind, also zweifach heterozygot sind, daß vier andere Kombinationen (*) jede in ihrer Weise homozygot sind, und daß die übrigen acht Fälle einfach heterozygot sind. Diese letzteren Individuen sind zu zweien gleich, verteilen sich also in vier Gruppen. Aus der Kombination nach der Spaltung eines zweifach heterozygotischen Bastardes entstehen somit im ganzen neun verschiedene Zygotenkonstitutionen, von welchen vier homozygot sind.

Schon Mendel fand bei den von ihm speziell untersuchten Erbsensamen sieben verschiedene „Paare" von Eigenschaften, die ganz frei kombinierbar sind; diese Eigenschaften waren — außer den schon genannten Samencharakteren:

Hoher Wuchs,	dominierend	über	Zwergwuchs
Blüten achsenständig	„	„	endständig gehäuft
Unreife Schale grün	„	„	gelb
Reife Schale gewölbt	„	„	eingeschnürt (ohne „Pergament")
Reife Samenschale gefärbt	„	„	weiß

Verschiedene Forscher haben bei Erbsen weitere sechs bis sieben solche unabhängig, wie man sagt, „mendelnde" Eigenschaftspaare konstatieren können, die hier anzuführen nicht nötig ist.

Überhaupt sind jetzt sehr zahlreiche Fälle von „Mendelschen Spaltungen" aufgedeckt, sowohl bei Menschen und Tieren als bei Pflanzen. Und dabei sind „Eigenschaften" aller Art beteiligt gewesen: morphologische (Form-, Stellungs- und Entwicklungscharaktere der Organe), chemisch-physikalische (Farben, Inhaltskörper u. dgl. betreffend), ferner physiologische (Wachstums-, Bewegungs- und Stoffwechseleigentümlichkeiten) und sogar psychologische Eigenschaften (Instinkte, geistige Fähigkeiten u. dgl. betreffend).

Eigenschaftsanalyse.

Der größte Irrtum, der heutzutage begangen werden könnte, wäre aber das Operieren mit „Eigenschaften" oder „Merkmalen", als ob sie „Einheiten" in den betreffenden Organisationen seien — ein solches Operieren ist nämlich nicht nur oberflächlich, sondern direkt verhängnisvoll für ein tieferes Verständnis.

Mendel operierte zwar mit Eigenschaften bzw. mit „Anlagen" für solche, und indem er relativ einfache Erfahrungen zu betrachten hatte, wurde seine glänzende Entdeckung nicht dadurch gestört. Noch im Anfange unserer modernen Forschung wurde, z. B. von De Vries, mit „Einzeleigenschaften" operiert. Jetzt aber ist dies ein überwundener Standpunkt, besonders weil die Kreuzungsversuche selbst zur Eigenschaftsanalyse führen.

Zahlenverhältnisse der Spaltungen.

Bevor wir darauf eingehen, wird es aber praktisch sein, zuerst die Zahlenverhältnisse der nach der Spaltung erfolgenden freien Kombinationen näher zu betrachten. Denn es sind diese Zahlenverhältnisse, die den Weg zur Erklärung der mehr komplizierten Kreuzungsresultate gezeigt haben. Mendels eigene Entdeckungen waren ja auch an der Hand einer zahlenmäßigen Behandlung seiner unmittelbaren Resultate gewonnen.

Wir sahen vorhin, daß eine einzige genotypische Differenz zwischen den P-Organismen vier Kombinationsweisen der zwei genotypisch verschiedenen Gameten des entstandenen Bastardes F_1 bedingt, indem die F_2-Generation aus viererlei gleich häufig realisierten Zygotenkonstitutionen besteht. In dem benutzten Beispiel hatten wir VV, Vv, vV und vv. Vv und vV sind wesensgleich; somit werden in F_2 also nur drei verschiedene genotypische Konstitutionen realisiert: VV, Vv und vv. Und wo Dominanz vorhanden ist, wo also die Vv-Individuen den VV-Individuen phänotypisch gleich oder fast gleich sind, er-

hält man in F_2 nur zwei verschiedene Phänotypen — eben so viele, als verschiedene Gametenkonstitutionen vorhanden sind.

Mit zwei genotypischen Differenzen, etwa $A - a$ und $B - b$, also bei zweifacher Heterozygote in F_1, erhielten wir vier verschiedene Gameten, nämlich A,B; A,b; a,B und a,b, daraus $4 \times 4 = 16$ Kombinationsweisen mit neun verschiedenen genotypischen Konstitutionen, davon vier homozygotisch, wie aus der Tabelle S. 621 zu sehen ist. Ist Dominanz in bezug auf beide Differenzpunkte vorhanden, erhält man vier verschiedene Phänotypen in der F_2-Generation, wie es Mendel ja auch schon erwähnt. Auch hier also so viele Phänotypen als Gametenkonstitutionen, wie es — wenn überall Dominanz in Frage kommt — leicht einzusehen ist.

Die hier sich geltend machende Gesetzmäßigkeit wird am leichtesten durch die folgende Tabelle übersichtlich.

Tabelle der Kombinationsanzahl.

Übersicht der Anzahl möglicher Kombinationen nach Mendelscher Spaltung. Freie Kombination und Dominanz überall vorausgesetzt.

Anzahl ⟼ genotypischer Differenzen	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*n*
1. Genotypisch verschiedene Gameten	2	4	8	16	32	64	2^n
2. Kombinationsweisen der Gameten	4	16	64	256	1024	4096	2^{2n}
3. Genotypisch verschiedene Zygoten	3	9	27	81	243	729	3^n
4. Homozygoten, alle eo ipso genotypisch verschieden	2	4	8	16	32	64	2^n
5. Heterozygoten im ganzen	2	12	56	240	992	4032	$2^{2n} \div 2^n$
6. Genotypisch verschiedene Heterozygoten	1	5	19	65	211	665	$3^n \div 2^n$
7. Verschiedene Phänotypen, maximale Anzahl . . .	2	4	8	16	32	64	2^n
8. Phänotypenverteilung, nach der Anzahl „dominierender Eigenschaften" geordnet	3+1	$(3+1)^2$	$(3+1)^3$	$(3+1)^4$	$(3+1)^5$	$(3+1)^6$	$(3+1)^n$

Aus der letzten Horizontalreihe dieser Tabelle ergibt sich für zweifache Heterozygotie, indem $(3 + 1)^2 = 9 + 3 + 3 + 1$ die schon besprochene Phänotypenverteilung: 9 mit zwei Dominanten (A und B), je 3 mit einer (A oder B) und 1 ohne Dominanten, alles pro 16 Individuen. Für dreifache Heterozygotie haben wir, aus $(3 + 1)^3$, 27 mit A, B, C; 9 mit A, B; 9 mit A, C; 9 mit B, C; 3 mit A; 3 mit B; 3 mit C und 1 ganz ohne Dominanten, also rein „rezessiv", alles pro 64 Individuen.

Je größer der Grad der Heterozygotie, desto mehr tritt die Anzahl der Homozygoten den Heterozygoten gegenüber zurück. Schon bei vierfacher Heterozygotie hat man in der F_2-Generation 15 mal mehr heterozygote Individuen als Homozygoten. Sehr bald wird es demnach schwierig, die Homozygoten zu finden und zu isolieren; das ganze Studium sowie die praktische Verwertung der Kombinationsmöglichkeiten wird eine nicht immer leichte Sache.

Dreifache Heterozygotie.

Vorhin wurde ein Beispiel zweifacher Heterozygotie angeführt (Erbsenfarbe und -form). Als Beispiel dreifacher Heterozygotie kann ein von Baur studierter Fall erwähnt werden. Der genannte Forscher fand nach Kreuzung von zwei Löwenmaulrassen in der F_2-Generation alle die hier zu erwartenden acht Phänotypen und zwar in den erforderlichen relativen Häufigkeiten — mit dem Spielraum, welchen die Variationsstatistik erwarten konnte. Es wurden nämlich die „Eigenschaften": rote Farbe der Blüte (gegenüber nicht rot dominierend), lippenförmige Krone (gegen symmetrische „pelorische" Krone dominierend) und gelbe Farbe in den Kronengipfeln (rezessiv gegenüber Fehlen von gelb) in allen möglichen acht Weisen hier kombiniert. Solche Fälle sind zur Demonstration sehr geeignet und machen ja auch den Eindruck, daß selbständige frei kombinierbare „Einzeleigenschaften" das „Erbliche" ausmachen, wie man früher glauben konnte.

In den meisten Fällen geht es aber ganz anders; auch in Baurs und Wheldales späteren mehr ausgedehnten Arbeiten mit Löwenmaulrassen und Spezies hat sich dieses gezeigt. Hier sei aber ein anderes Beispiel angeführt, nämlich einige von Bateson und E. Saunders herrührende Angaben über *Lathyrus odoratus*, die wohlriechende Platterbse. Zwei verschiedene Varietäten, beide weißblühend, wurden gekreuzt; F_1 wurde in den Blüten purpur-blaurot gefärbt.

Kreuzungsneuigkeit.

Hier treffen wir sofort eine „Kreuzungsneuigkeit", wie man früher gesagt hat, d. h. das Erscheinen eines „Merkmals", welches bei keinem der P-Biotypen vorhanden war. In einem solchen Verhalten, das v. Tschermak „Kryptomerie" nennt, liegt nichts Merkwürdiges für die heutige Auffassung aller Merkmale als Reaktionen; solche Fälle sagen doch nur, daß jeder der beiden fraglichen P-Biotypen für sich eine genotypische Konstitution hat, durch die das betreffende Merkmal nicht realisiert werden kann, daß aber diese verschiedenen Konstitutionen einander hier supplieren. In solchen Fällen müssen also wenigstens zwei Differenzen der genotypischen Konstitution vorhanden sein, denn in jedem der P-Organismen muß ja wenigstens eine Ursache des Ausbleibens der Reaktion vorhanden sein.

Beispiel einer Farben-Analyse.

Solches war hier der Fall. Die purpur-blühende F_1-Generation ergab als Nachkommen, d. h. als F_2-Generation, 3725 Pflanzen, daraus 2132 farbigblühende und 1593 weißblühende Individuen. Man sieht sofort ein, daß von Spalten im Verhältnis 3 : 1 hier nicht die Rede ist. Probieren wir darum die Verteilung pro 16. Dieses ergibt 9,16 : 6,84, welches mit den theoretischen Zahlen $9 : (3 + 3 + 1)$ stimmt, und zwar, wie die Statistik uns lehren könnte, so gut, wie es erwartet werden kann. Die „Farbe in den Blüten" ist demnach ganz unzweifelhaft durch das Zusammentreffen zweier genotypischer Elemente bedingt, die in den P-Eltern getrennt und darum — in dieser Beziehung — „unwirksam" vorhanden waren. Wenn diese beiden Elemente mit C bzw. R bezeichnet werden, hatte F_1 die Formel Cc, Rr; und in F_2 haben wir die für zweifache Heterozygotie charakteristische Verteilung 9 CR; 3 C; 3 R und 1 ohne C und R zu erwarten, welches ja auch sehr schön mit neun farbig- zu sieben weißblühenden Pflanzen stimmt. Die sieben letzteren sehen zwar gleich aus,

diesem einen Phänotypus entsprechen aber drei wesentlich verschiedene Genotypen!

Es konnten aber diese Experimente viel weiter geführt werden. In F_2 wurden zunächst zwei verschiedene Farbentöne unterschieden, nämlich blaupurpur (wie bei allen F_1-Individuen) und rot. Die F_2-Generation bestand aus 1634 blaupurpurn blühenden und 498 rot blühenden Individuen, im ganzen, wie schon gesagt, 2132 farbig blühenden gegen 1593 weiß blühenden Individuen. Hier paßt zweifache Heterozygotie doch nicht, also muß mit der Annahme dreifacher Heterozygotie und demnach mit der Verteilung auf 64 versucht werden. Die Berechnung pro 64 ergibt für blau, rot und weiß

beobachtet: 28,07 : 8,56 : 27,37
theoretisch: $27 \pm 0{,}52 : 9 \pm 0{,}36 : 28 \pm 0{,}52$

Die Übereinstimmung ist — wie die mitgeteilten „Mittelfehler" andeuten sollen — leidlich gut; lehrreich ist, daß die Beobachtung der blauen am besten mit der theoretischen Zahl für weiß — und vice versa — stimmt, was leicht verwirren könnte. Aus der Beschaffenheit der F_1-Generation, sowie aus dem Verhältnis der Summe aller farbig blühenden zu den weiß blühenden geht aber im voraus klar hervor, mit welchen Gruppen der Vergleich der hier in Frage kommenden theoretischen Zahlen ausgeführt werden soll.

Hier lag demgemäß dreifache Heterozygotie vor, und zwar ist deutlicherweise ein genotypischer Faktor vorhanden, welcher, wenn sonst Farbenreaktion (durch $C + R$) realisiert wird, die Farbe blau statt rot macht. Der betreffende Faktor mag mit B bezeichnet werden; F_1 erhält demnach C, R und B heterozygot, und in F_2 wird die Verteilung pro 64 diese sein:

$$\underbrace{27\ C,\ R,\ B;}_{\text{blau}}\ \underbrace{9\ C,\ R;}_{\text{rot}}\ \underbrace{9\ CB;\ 9\ RB;\ 3\ C;\ 3\ R;\ 3\ B \text{ und } 1 \text{ nur } c,\ r,\ b.}_{\text{weiß.}}$$

Hier hat man somit sechs wesentlich verschiedene „Sorten" von weiß blühenden Individuen, die phänotypisch gleich sind. Daß aber hier schon viel mehr als sechs verschiedene weiß blühende Pflanzenbiotypen vorhanden sind (je nachdem C, B; R homo- oder heterozygot vorhanden sind), soll nur angedeutet werden.

Die genannten Forscher haben aber weiter gearbeitet und die „Farbenanalyse" bis auf ein Zusammenspiel von wenigstens fünf Faktoren erweitert. Es betrifft diese Analyse nämlich auch Intensitätsunterschiede und Lokalisierung gewisser Farbennuancen, Charaktere, die wir hier aber nicht verfolgen können. Nur sei gesagt, daß die betreffenden Faktoren, ganz wie der Faktor B, auch nur bei „gefärbten" Individuen eine Wirkung zeigen. Indem also das Verhältnis „blau : rot : ungefärbt" nicht weiter affiziert wird, erscheinen die Kategorien Blau und Rot wieder in Unterabteilungen gesondert; und die ganze Serie muß einer Verteilung auf $2^{10} = 1024$ entsprechen (vgl. die Tabelle S. 623). Dabei umfassen die weißen (pro 1024, theoretisch 448, gegen gefunden 437,92) 24 genotypisch wesentlich verschiedene „Sorten" von Individuen, obwohl sie phänotypisch gleich sind!

Es betrafen diese Analysen nur Farben- und Musterunterschiede. Noch viel weiter haben auf diesem Gebiete neuerdings z. B. Baur und Miss Wheldale in bezug auf Pflanzen und vor allem wohl Castle und Punnett in bezug auf Tiere — Meerschweinchen, Kaninchen u. a. — gearbeitet. Es ist untunlich, die Details dieser glänzend durchgeführten Untersuchungen anzuführen; sie haben die allgemeine Gültigkeit der Mendelschen Spaltungslehre bewiesen und unsere Einsicht in diese Sache ganz wesentlich erweitert.

Morphologische Merkmale.

Aber auch viele rein „morphologische Merkmale" sind in ähnlicher Weise „analysiert" wie die Farbenreaktionen. Als klassisches Beispiel sei Miss Saunders Arbeit mit Levkojen erwähnt. Es wurde hier — wie bei *Lathyrus* — konstatiert, daß die „Saftfarben" der Blüten durch zwei Faktoren — etwa C und R zu nennen — bedingt sind. Die eigentümliche Flaum- oder feine Filzhaarigkeit der betreffenden Levkojen wird aber durch zwei weitere genotypische Faktoren — H und K genannt — bedingt, die aber nur reagieren, wenn sie beide, sowie auch C und R anwesend sind. In diesen Levkojen wird somit die genannte Behaarung nicht ohne Saftfarbe der Blüten beobachtet; Saftfarbe — schon durch $C + R$ bedingt — kann aber ihrerseits sehr wohl ohne die erwähnte Behaarung auftreten.

Ein heterozygot haariges Individuum kann nun — weil vier Faktoren im Spiele sind — einfach, zweifach, dreifach oder vierfach heterozygot sein. Im ersten Falle kann Haarigkeit als eine dominierende „Einzeleigenschaft" erscheinen, in F_2 die Verteilung 3 haarig : 1 glatt (also 75 Prozent haarig) zeigend. Ja „Haarig und etwa Rot" kann als eine solche Einheit auftreten, z. B. falls C oder R in F_1 heterozygot repräsentiert war. Alsdann hat man in F_2 3 rot und haarig : 1 weiß und glatt. Zweifache Heterozygotie gibt 9 haarig : 7 glatt pro 16 (also 56,3 Prozent haarig); dreifache Heterozygotie gibt in F_2, pro 64, 27 haarig : 37 glatt (also 42,2 Prozent haarig) und vierfache Heterozygotie ergibt in F_2, pro 256, 81 haarig : 175 glatt (also 31,6 Prozent haarig).

Gerade die Abweichung von den unter Voraussetzung größerer Einfachheit gehegten Erwartungen trägt zur Erkenntnis der komplizierteren Verhältnisse ganz wesentlich bei — in der Vererbungsforschung wie ganz speziell in der Chemie. Und wie dort, so ist auch hier die wesentliche Bedeutung der aufgestellten Konstitutionsformeln die mehr oder wenig große Sicherheit, womit man die Reaktionen der in Mischung tretenden Körper bzw. der sich vereinigenden Gameten vorhersagen kann.

Alle derartigen Kreuzungserfahrungen müssen für immer den altherkömmlichen Begriff der „Einzeleigenschaften" oder „Einfachmerkmale" in seiner für jede tiefere Forschung ganz wertlosen Relativität aufdecken. Leider ist diese Kritik des genannten alten wesentlich morphologischen Begriffs — eine Kritik, die besonders durch Baur und Shull in aller logischen Schärfe ausgeführt wurde — bei weitem nicht überall durchgedrungen!

Konstruktion.

Eigenschaften, die nur realisiert werden können, falls mehrere selbständige trennbare genotypische Faktoren in der Zygote zusammentreffen, werden oft als „Konstruktionen" bezeichnet, oder sie können als Ausdrücke von „Syn-

thesen" betrachtet werden. Oft — wohl meistens — sind solche synthetischen Eigenschaften als dominierend zu bezeichnen, wie z. B. die Saftfarbe der Platterbsen und Levkojen oder wie die Haarigkeit der letzteren. Denn diese Reaktionen zeigen sich auch, wenn alle betreffenden genotypischen Faktoren nur heterozygot vorhanden sind; und die Erwartung in bezug auf ihre relative Häufigkeit findet wie schon erwähnt durch die erste Zahl des entwickelten Binoms $(3 + 1)^n$ ihren Ausdruck. Dominanz braucht aber selbstverständlich nicht für die „synthetischen" Eigenschaften charakteristisch zu sein, sie können an und für sich ebensowohl rezessiv sein.

Die Dominanzfrage.

Wir werden dadurch wieder zum Begriff „Dominanz" geführt. Für Mendel bedeutete Dominanz die Unterdrückung eines anderen, „rezessiven" Charakters durch den „dominierenden" Charakter, wenn beide gleichzeitig heterozygot repräsentiert waren; für Correns sowie für Bateson und seine Anhänger aber bedeutet Dominanz die Anwesenheit eines genotypischen Faktors; Rezessivität wird somit durch Fehlen eines Faktors erklärt. Und demnach wird in den genotypischen Formeln durch die großen Buchstaben — ursprünglich nur zur Bezeichnung der beobachteten dominierenden Eigenschaften verwendet — die Auffassung pointiert, daß bestimmte positiv existierende Faktoren im Spiele sind.

Es ist diese „verschobene" Benutzung großer Buchstaben aber eine nicht ungefährliche Gewohnheit, deren Berechtigung gar nicht erwiesen ist. Denn aus der in einer Heterozygote erfolgten — oder ausgebliebenen — Reaktion kann gar nicht geschlossen werden, daß der Erfolg durch ein „Mehr", d. h. durch ein einseitig hinzugefügtes Positives, bedingt sei, oder daß der Nichterfolg durch ein „Weniger", durch ein einseitiges Fehlen hervorgerufen ist.

Chemische Analogien.

Um dieses einzusehen, brauchen wir nur die elementarsten chemischen Reaktionen zu vergleichen. Eine so entschieden „positive" Erscheinung wie die Bildung eines Niederschlags kann ebensowohl durch Fehlen bzw. Abgabe einer Substanz als durch Hinzutreten einer anderen bedingt sein; a priori ist es unmöglich zu sagen, ob eine Flüssigkeit mit einem Niederschlage, chemisch gesehen, mehr kompliziert ist als eine klare Lösung, welche die im Niederschlage vorhandenen Körper gelöst enthält. Und man gedenke der Farbenreaktionen, etwa „Rot" als positive Reaktion des Phenolphtaleins. Diese Reaktion ist nur ein Zeichen der Alkalinität; aus dem — gegenüber „Ungefärbt" — „positiven" Charakter „Rot" kann durchaus nichts in bezug auf größere oder geringere Komplikation geschlossen werden. Ebensowenig unterscheidet die größere Komplikation über den Charakter des Gemisches zweier derartiger Lösungen. Wenn hier eine rote und eine weiße Flüssigkeit in gleichen Mengen zusammengegossen werden (Schema einer F_1-Generation), so entscheidet für die „Dominanz" einfach die Stärke der Alkalinität des Gemisches.

Nun, derartige chemische Beispiele brauchen uns nicht weiter zu beschäftigen; die Erfahrungen der Vererbungsforschung selbst können uns auch alles Nötige sagen.

In gewissen Kreuzungen mit Hafervarietäten, die nur einen genotypischen Differenzpunkt aufweisen, der sich aber in bezug auf drei Charaktere zeigt, hat Nilsson-Ehle ein interessantes Resultat erhalten. Die eine Rasse hat begrannte und behaarte Spelzen, sowie einen ringförmigen Wulst am Grunde der Blüte, wodurch sie in reifem Zustande leicht abgelöst wird. Die andere Rasse ist unbegrannt, unbehaart und ohne Wulst. Durch die Beschaffenheit der F_1- und F_2-Generationen zeigt es sich, daß hier nur ein Differenzpunkt vorhanden ist; aber Begrannung und Behaarung sind dominierend, die Wulstbildung jedoch ist rezessiv. Es ist, hier wie immer, aus den realisierten Reaktionen untunlich zu entscheiden, von welcher Seite ein „positiver" Faktor zugeführt worden ist. Hilfshypothesen können selbstverständlich aufgestellt werden — aber das Aufrechterhalten der Lehre von „Dominanz des positiven Faktors" ist im besten Falle sehr gesucht und mit den unmittelbaren Erfahrungen nicht gut harmonierend.

Hemmungsfaktoren.

Damit ist selbstverständlich nichts gegen die Annahme gesagt, daß in vielen Fällen positive Faktoren vorhanden sein können, die Hemmungen gewisser Reaktionen bedingen. Aber von Hemmungsfaktoren sofort zu reden, wenn eine „negative Eigenschaft" dominiert, ist sehr wenig glücklich — und wohl nur ein Relikt älterer Vorstellungen über „Eigenschaften" als Einheiten der Vererbung. Überhaupt sind die Eigenschaften oder Merkmale der Organismen stets als komplexe „synthetische" Erscheinungen aufzufassen, insofern nämlich die genotypische Gesamtkonstitution der betreffenden Zygote unzweifelhaft stets mit im Spiele ist.

Unter gegebenen Verhältnissen erscheint aber oft ein einzelner Faktor als der Bedinger einer Eigenschaft und kann in solchen Fällen ja auch gern, mit der gebotenen Vorsicht, als der Faktor oder das Gen „der Eigenschaft" bezeichnet werden. Diese Bezeichnung hat aber nur bei der ganz speziellen Konstellation der Faktoren eine Berechtigung. Indem die genotypische Formel für einen — etwa homozygoten — Organismus ganz im allgemeinen mit AA, BB, CC, DD . . . XX ausgedrückt wird, in welcher Formel die beiden X den sehr großen nicht analysierten Rest bedeuten, wird eine Eigenschaft, die ausbleibt, weil z. B. A fehlt, leicht als „nur" durch A bedingt angesehen. Wir wissen aber gar nicht, ob nicht dieselbe Eigenschaft ausbleiben würde, falls irgendein anderer Faktor — aus dem Reste XX — fehlte. Und in den jetzt gar nicht seltenen Fällen, wo nachgewiesenermaßen mehrere der schon gefundenen speziellen Faktoren zur Realisation eines Charakters nötig sind, muß jeder dieser Faktoren, wenn er eben fehlt, als das vermißte Gen der Eigenschaft erscheinen. Fehlt der Faktor H oder K in den S. 626 erwähnten Levkojen, muß H bzw. K als Gen der Haarigkeit erscheinen, und fehlt etwa C, wird dieses sogar als der Bedinger zweier Eigenschaften — rot und haarig — auftreten!

Wir müssen offenbar alle Eigenschaften eines gegebenen Organismus als Manifestationen seiner genotypischen Gesamtkonstitution auffassen. Durch die Art und Zusammenwirkungsweise der in der Zygote vereinigten Gene ist die ganze Reaktionsnorm des Organismus gegeben — und die Realisation mög-

licher Eigenschaften wird übrigens von den die ganze persönliche Entwicklung beeinflussenden Faktoren der Lebenslage abhängen.

Epistasie und Hypostasie.

Neben den mit „Dominanz" bezeichneten Erscheinungen — und ab und zu mit ihnen verwechselt — finden sich „Deckungs"erscheinungen, d. h. Fälle, in welchen zwei an und für sich voneinander unabhängige Eigenschaften nicht zu gleicher Zeit beobachtet werden können, weil die Anwesenheit der einen Eigenschaft die andere sozusagen verdeckt. Als Beispiel sei eine Haferkreuzung Nilsson-Ehles erwähnt. Ein schwarzähriger Hafer mit einem gelbährigen gekreuzt, ergab in F_1 schwarzährigen Hafer. Schwarz scheint über gelb zu dominieren. In F_2 aber wurden pro 16 Individuen zwölf schwarzährige, drei gelbährige und eine weißährige Pflanze erhalten. Drei der schwarzährigen sind nun — wie leicht nachzuweisen — schwarz- und gelbährig, somit liegt hier das gewöhnliche Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 vor; F_1 war zweifach heterozygot: schwarz sowie gelb sind jede für sich gegenüber weiß dominierend. Wo aber gelb und schwarz zusammentreffen, wird gelb ja ganz „verdeckt". Man braucht hier die Ausdrücke, daß schwarz „epistatisch" und gelb „hypostatisch" ist; mit Dominanz im Sinne der Mendelforschung hat Epistasie nichts zu tun. Das Verhältnis 12 : 3 : 1 ist für solche einfache Epistasie charakteristisch. Dagegen ist es nicht berechtigt, von Epistasie zu reden, wenn das Hinzutreten eines neuen Faktors die Wirkung eines im voraus bekannten Faktors modifiziert, wie es z. B. im folgenden Falle geschah. Cuénot kreuzte eine graue Maus mit einer weißen, beide selbstverständlich aus bekannter Rasse. F_1 war grau, F_2 aber bestand pro 16 Individuen aus neun grauen, drei schwarzen, vier weißen Tieren. Daraus ist ersichtlich, daß die benutzte graue Rasse in zwei Punkten (*G* und *S* gegen *g* und *s*) von der benutzten weißen Rasse differiert; und daß in dieser Kreuzung schwarz an und für sich als eine dominierende Eigenschaft auftritt. Aber in den neun Fällen, wo dasjenige, welches hier Schwarz bedingt (*S*), mit dem anderen Dominanz bedingenden Element (*G*) zusammentrifft, ergibt sich als Reaktion der Kombination (*G*, *S*) graue Farbe. *G* ohne *S* wird hier nicht gespürt, darum vier weiße Tiere pro 16. Man kann hier nicht sagen, daß „Grau" „Schwarz" verdeckt; wohl aber daß die Reaktion Schwarz — wenigstens unmittelbar gesehen — durch *G* modifiziert wird.

Immer zeigt es sich, daß die Feststellung der Zahlenverhältnisse aller verschiedenen Phänotypen in der F_2-Generation ganz notwendig für die Analyse der fraglichen Eigenschaften ist — und je mehr Differenzen zwischen den *P*-Formen, umso weitergehend — aber auch umso schwieriger durchführbar wird die Analyse. Baurs Analysen von Löwenmaulcharakteren und Castles Analysen gewisser Farbcharaktere der Haare verschiedener Nager bilden wohl die beiden Beispiele am weitesten geführter Mendelscher Analysen im Pflanzen- bzw. im Tierreich; Baur hat wenigstens mit 22 verschiedenen Faktoren, Castle mit wenigstens acht operiert. Es würde viel zu weit führen näher hierauf einzugehen.

Abweichende Zahlenverhältnisse.

Hier müssen aber einige weitere Fragen berücksichtigt werden, nämlich abweichende Zahlenverhältnisse in der F_2-Generation. Sehr unangenehme Per-

turbationen können dadurch eintreten, daß gewisse Kombinationen nicht lebensfähige Zygoten ergeben, oder daß gewisse Befruchtungen leichter bzw. weniger leicht gelingen als andere. Durch Variieren der Kreuzungen kann man jedoch oft über derartige Schwierigkeiten hinwegkommen.

Und gewisse Unregelmäßigkeiten haben sich sogar nachträglich als schöne Bestätigungen der Spaltungsgesetze gezeigt. Vor allen gilt dieses für die von Nilsson-Ehle beobachteten Spaltungen bei Weizen- und Haferbastarden. Verschiedene Rassen von rotkörnigem Weizen gaben mit weißkörnigen Rassen gekreuzt immer eine rotkörnige F_1-Generation. Aber in F_2 war oft große Unregelmäßigkeit vorhanden, indem meistens viel zu wenig weißkörnige Individuen auftraten. Durch systematische Prüfung zeigte sich nun, daß die drei Relationen 3 : 1, 15 : 1 und 63 : 1 hier „typisch" waren, daß nämlich entweder einfache, zweifache oder dreifache Heterozygotie vorhanden war. Ähnliches galt für dunkle Farbe bei Hafer; und die Sache ist so zu verstehen, daß mehrere ganz unabhängige Faktoren (Gene) gleiche Wirkung haben können. Nennen wir etwa drei solche Farbe bedingende Gene C_1, C_2 und C_3, so wird eine Pflanze rot- (oder dunkel)körnig, falls sie eines dieser Gene oder deren zwei oder alle drei in ihrer Gametenkonstitution hat. Aber nach Kreuzung mit einer weißen P-Form (welcher jeder dieser Faktoren fehlt) muß natürlicherweise die Spaltung in den verschiedenen Fällen recht verschieden ausfallen.

Andere „Ausnahmen".

Indem es nun auch vorkommt, daß solche „Farbenfaktoren" ihre Wirkung kumulieren, wird F_1 eine intermediäre Farbe erhalten; und in F_2 tritt eine ganze Reihe von Phänotypen auf, die eine Gradation oder Abstufung aller Farbenintensitäten von der einen elterlichen Beschaffenheit bis zur anderen zeigt. Bei nur dreifacher Heterozygotie, wo also die F_1-Generation durch die Formel C_1c_1, C_2c_2, C_3c_3 . . . charakterisiert ist, wird F_2 in sieben Klassen geteilt erscheinen, indem die Anzahl der anwesenden C's alle Werte von 0—6 haben kann. Pro 64 wird man diese theoretische Verteilung haben:

Anzahl der C's in der Zygote	0	1	2	3	4	5	6
Anzahl der Individuen . . .	1	6	15	20	15	6	1

Es macht aber eine solche Verteilung sofort den Eindruck einer rein „quantitativen" Variantenverteilung — und nicht einer Serie von alternativen Varianten in verschiedener Frequenz. Somit bekommt man nur zu leicht den Eindruck, daß hier eine stark quantitativ variierende Mittelform der beiden Eltern in F_2 realisiert ist. Weil die äußersten „Varianten", welche den beiden P-Formen gleich sind, selten auftreten, kann die Vorstellung von einem solchen „nicht Mendelschen" Verhalten nur zu leicht geweckt werden, besonders wo vier- oder noch mehrfache Heterozygotie vorhanden ist.

Außer Nilsson-Ehle hat besonders East, auf schönen Kulturen basiert, die wahre Bedeutung dieser Variationsweise in der F_2-Generation hervorgehoben, wie auch Lang in sehr lehrreicher Weise versucht hat, Erfahrungen aus dem Tierreich in bezug auf vermeintliche „nichtspaltende Bastarde" zwischen verschieden großen Varietäten von Meerschweinchen u. a. in entsprechender Weise zu deuten.

Überhaupt hat das ganze Studium der quantitativ variierenden Eigenschaften, wie Dimensionen, physiologische Charaktere (z. B. Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, gegen Parasiten u. a. m.), durch die Entdeckung allerlei „gleichsinniger" und in ihrer Wirkung „kumulativer" Faktoren in dem Sinne Nilsson-Ehles sehr große Wichtigkeit erhalten. Die Spaltungserscheinungen können durch verschiedene Kombination solcher Faktoren oft in sehr unerwarteter Weise verlaufen. So kann z. B. nach Kreuzung recht ähnlich aussehender Weizenlinien, Bohnenlinien u. dgl. eine sehr ungleichartige F_2-Generation erhalten werden. Auf diesen Gegenstand, sowie auf seine Bedeutung für die praktische Züchtung, kann hier aber nicht näher eingegangen werden.

Gleichsinnige und kumulative Faktoren.

Sehr große Bedeutung hat auch die von Shull, East u. a. neuerdings näher studierte Erscheinung — auf die schon Darwin vielfach hingewiesen hat, und welche schon lange praktisch verwertet wird —, daß Heterozygoten als solche oft viel kräftiger und leistungsfähiger, bzw. ertragreicher sind als Homozygoten. Wenn auch dies nicht immer zutrifft, somit kein besonderes Gesetz ausdrückt, verspricht das weitere Studium der ganzen Sache ein Licht auf die ganze Inzuchtfrage zu werfen. Sehr interessante Studien in bezug auf die im Pflanzenreich so ausgebreitete — wenn auch bei weitem nicht als Regel auftretende — Selbststerilität hat ganz kürzlich Correns angefangen; es scheint, daß die betreffenden Biotypen spezielle Stoffe bilden, die den eigenen Pollen im normalen Keimen an der Narbe hemmen. Es ist demnach in diesen Fällen nicht die Rede von nur persönlicher Selbststerilität, sondern auch von gegenseitiger Sterilität isogener Individuen der betreffenden Linnéschen Spezies überhaupt.

Selbststerilität.

Ähnliches wird wohl für die entsprechenden Fälle aus dem Tierreiche gelten. Die Vorstellung von hemmenden „Individualstoffen" als Ursache der Selbststerilität wird somit nicht aufrecht zu halten sein; und nach Correns' Arbeit mit *Cardamine pratensis* kann erwartet werden, daß in bezug auf die für verschiedene Biotypen dieser Spezies charakteristischen Hemmungsstoffe Mendelsche Spaltungen auftreten. Jedenfalls hat es sich gezeigt, daß Vollgeschwister hier nicht gleich sind; sie sind zwar alle — wie überhaupt alle Individuen der Spezies — selbststeril, aber untereinander bestäubt ergeben sie sehr verschiedene Resultate: einige „Kreuzungen" gelingen, andere nicht. Es versteht sich von selbst, daß in Fällen der Selbststerilität „reine Linien" überhaupt nicht realisiert werden können; jedes Individuum muß in mehr oder weniger hohem Grade heterozygot sein.

Zwei gänzlich isogene Individuen sind in derartigen Fällen wegen der unzähligen möglichen verschiedenen Kombinationen (vgl. die Tabelle S. 623) nur selten zu erwarten, wenn auch gewisse Kombinationen viel häufiger als andere auftreten. Wie Correns treffend betont, fällt die Kombination der Gene fast bei jeder Befruchtung in solchen Fällen verschieden aus — als Spiel des Zufalls. Correns sagt: „Die Kombination entsteht jedesmal bei der Entstehung des Individuums und geht wieder mit ihm zugrunde: sie ist das Individuelle." Es paßt wohl dieses auch ganz besonders für uns Menschen. Correns redet von

Individualität.

dem, was wir etwa das „Genotypisch-individuelle" nennen könnten, dazu aber gesellen sich die zahllosen Einflüsse des Milieus während der ganzen Ontogenese. Wenn selbst in reinen Linien die isogenen Individuen eine bedeutende phänotypische Variabilität zeigen, ist leicht einzusehen, daß die wechselnden Lebenslagefaktoren erst recht bei genotypisch-individuell verschiedenen Personen eine reiche Variabilität phänotypischer Natur hervorrufen müssen, wodurch die Mannigfaltigkeit der Individualitäten — wie sie im Leben auftritt — noch unübersehbarer wird: zwei Personen sind wohl niemals identisch!

Atavismus.

Durch die verschiedenen Genenkombinationen bei Kreuzungen wird manches von dem verständlich gemacht, das man früher mit dem Namen „Atavismus" bezeichnet hat. Die alte, von Darwin oft erwähnte Erfahrung, daß durch Kreuzungen „Rückschläge" auf bekannte oder vermeintliche Stammformen der betreffenden Rasse oder Rassen erfolgen können, gehört hierher. In solchen Fällen ist die Sache die, daß durch Zusammentreffen gewisser genotypischer Elemente Eigenschaften realisiert werden können, die bei den bekannten oder nur vermeintlichen Stammeltern aus gleichem Grunde auftraten. Als z. B. Darbishire die bunten japanischen Tanzmäuse mit gewöhnlichen weißen Mäusen kreuzte und in F_1 anscheinend ganz ordinäre graue Tiere ohne „Tanz"krankheit erhielt, lag ein Fall von Atavismus vor.

Aber dem „Rückschlag zur Stammform" fehlt hier jede Mystik; es ist ja nur eine einfache Konstruktion der betreffenden Eigenschaften der gewöhnlichen grauen Maus erfolgt. Die F_1-Generation spaltet fortan wie gewöhnlich, u. a. auch homozygotisch graue Mäuse zeugend. Und so liegt die Sache in vielen anderen Fällen; das Wort „Atavismus" hat jetzt jede besondere Bedeutung verloren. Die ganze Mendel-Forschung ist ja u. a. eine stetige Auflösung des Begriffes Atavismus gewesen.

Erblichkeit.

Stets aber ist das Resultat das gleiche: Die Charaktere, Merkmale oder Eigenschaften sind nicht Einheiten, die „vererbt" werden. Erblichkeit bedeutet Anwesenheit gleicher genotypischer Elemente, Gene, in Nachkommen und Vorfahren. Bei Homozygoten findet sich demnach normalerweise „volle" Erblichkeit; Nachkommen und Vorfahren haben denselben Genotypus. Die persönlichen Verschiedenheiten derartiger isogener Individuen beruhen auf Einflüssen der Lebenslage und sind, wie es im vorigen Kapitel erwähnt wurde, für Erblichkeit ganz und gar irrelevant. Dasselbe gilt auch für Heterozygoten; hier aber bedingt die „Spaltung", daß die Nachkommen nicht alle mit den Vorfahren bzw. der F_1-Generation isogen sein können; die verschiedene Kombination der Gene bedingt die große Buntheit der betreffenden Nachkommenschaft, die anscheinend launischen und doch so gesetzmäßigen „Störungen" einer „vollen" Erblichkeit.

Phänotypische Namen der Gene.

Als ein Relikt älterer Anschauungsweise haben wir noch die nur zu leicht irreführende Sitte, den genotypischen Elementen, den Erbeinheiten, Faktoren oder Genen, phänotypische Bezeichnungen zu geben. Unsere ganze Nomenklatur ist hier phänotypisch; wir sprechen von Farbfaktoren, Haarfaktoren

usw. und unsere Bezeichnungen der betreffenden Faktoren mit Buchstaben referieren sich zu solchen phänotypischen Dingen. Darin liegt eine große prinzipielle Schwierigkeit und auch eine Gefahr der Einseitigkeit. Denn, wie schon gesagt, es ist stets ganz relativ, welcher Faktor bei einer Reaktion als der wesentliche anzusehen ist; und ein und derselbe Faktor mag dabei auch in sehr vielen Reaktionen mitwirken.

Es sind aber auch andere Schwierigkeiten und Kontroversen für die Eigenschaftsanalysen zu überwinden; die wichtigsten betreffenden Probleme werden im nächsten Kapitel behandelt.

5. Korrelationserscheinungen und andere Komplikationen. Das allgemeine Resultat der im vorigen Kapitel besprochenen „Eigenschaftsanalysen" mittels Kreuzungen ist die Konstatierung von trennbaren genotypischen Elementen (Gene bzw. Erbeinheiten), deren Kombination, Zusammenwirkung und sonstige gegenseitige Beeinflussung die Reaktionsnorm der fraglichen Zygote bestimmen. Die wechselnden Bedingungen der Lebenslage werden bedeutende Variationen in bezug auf die Manifestationen der gegebenen Reaktionsnorm veranlassen, und demgemäß wird es in vielen Fällen unmöglich sein, aus Übereinstimmungen oder Differenzen in den realisierten (phänotypischen) Beschaffenheiten vorliegender Organismen spezielle Schlüsse in bezug auf genotypische Übereinstimmung oder Differenz zu ziehen. Schon im dritten Kapitel wurde dieser Gegenstand erwähnt. Hier mag nur ein Beispiel zur weiteren Illustration angeführt sein. Viele Blüten „farbiger" Varietäten bilden wenig oder gar keine Farbe, falls die Temperatur hoch ist; so werden in der Fliedertreiberei durch Hitze rein weiße Blumen erhalten. Dasselbe gilt nach Baur für rote *Primula sinensis*. Hier wird also die sonst charakteristische genotypisch motivierte Differenz zwischen gefärbten und weißen Varietäten völlig versteckt bleiben. Daß nicht jede Möglichkeit der gegebenen Reaktionsnorm unter allen Bedingungen hervortreten kann, ist ja auch ganz selbstverständlich; und somit muß oft ganz spezielle Prüfung entscheiden, ob und inwieweit genotypische Differenzen zwischen gegebenen Organismen vorhanden sind. Es ist eine aus der züchterischen Praxis wohlbekannte Tatsache, daß Rassen, die bei einer gewissen Lebenslage gleich wertvoll sind, sehr verschiedenwertig sein können, wenn andere Lebensbedingungen bestehen. Das Nichtbeachten derartiger Verhältnisse kann oft die Beurteilung der Erblichkeitsverhältnisse sehr stark stören.

Die Lebenslage.

Im Anfange der modernen Bastardforschung wurde oft von „Korrelation" zwischen „Einzeleigenschaften" gesprochen. Dieses Wort hat verschiedene Bedeutungen, die oft nur das gemeinsam haben, daß eine Gegenseitigkeit zwischen verschiedenen Eigenschaften (oder Organen) damit bezeichnet wird. Solche Gegenseitigkeit kann aber in verschiedener Weise motiviert sein. Im lebenden Organismus sind normalerweise alle Tätigkeiten verkettet oder „koordiniert". Diese der Physiologie angehörende Erscheinung („physiologische Korrelation") (vgl. Band Physiologie und Ökologie der „Kultur der Gegenwart") haben wir hier nicht weiter zu berücksichtigen. Zweitens aber

Korrelation.

treten — beim Vergleich verschiedener Individuen — Variationen in den Verkettungsweisen der verschiedenen Funktionen oder Organe auf, Variationen, die als Beispiele „korrelativer Variabilität" bezeichnet werden. Auch diesen Fall werden wir hier nicht näher betrachten, obwohl sie in der Vererbungslehre eine nicht geringe Rolle gespielt hat. Drittens aber ist jetzt eine Reihe von Fällen bekannt, wo — bei den Spaltungs- und Kombinationsvorgängen der Gene während der Gametenbildung heterozygoter Organismen — nicht völlig freie Kombinierbarkeit existiert, sondern ungleiche Häufigkeit der verschiedenen Kombinationen realisiert wird. Es wird dies genotypische Korrelation oder „gametische Koppelung" bzw. „Abstoßung" genannt. Nur dies kann hier erwähnt werden.

Koppelung und Abstoßung.

In verschiedenen Fällen hat man früher geglaubt, daß sogar eine vollkommene „Koppelung" zweier an sich verschiedener Gene beobachtet wäre, wenn zwei verschiedene „Einzeleigenschaften" fest verbunden sind. So konnte die Vorstellung Platz greifen, daß Saftfarbe und Flaumhaarigkeit der Levkojen in genotypischer Korrelation ständen, weil die Haarigkeit (in dem betreffenden Material) immer nur mit Saftfarbe vereint auftrat. Es wurde aber, wie schon erwähnt, völlig überzeugend nachgewiesen, daß hier ganz freie Kombination der Gene erfolgt und daß die vermeintliche Koppelung nur Ausdruck der Tatsache ist, daß für die Eigenschaft „haarig" auch die für „Saftfarbe" nötigen Gene erforderlich sind. In anderen Fällen mögen zwei Eigenschaften Reaktionen eines und desselben Genes sein — und eine Korrelation scheint somit erst recht absolut und unlösbar. Es gilt hier aber, wie stets in unserer Forschung, die Reaktionen (Phänotypen) mit der Konstitution (Genotypus) nicht zu verwechseln.

Es finden sich aber jetzt viele ganz sichergestellte Fälle von genotypischer Korrelation; besonders haben Bateson und Punnett wichtige Resultate erhalten. In einigen Rassen der Platterbse ist die Fahne der Blüte kapuzenartig gefaltet. Die gewöhnliche aufrechte Form zeigt sich dominant, und die F_2-Generation zeigt die Relation 3 Aufrecht: 1 Kapuze. Purpurfarbig ist — wie schon früher erwähnt — hier gegen rot dominant; F_2 zeigt 3 Purpur: 1 Rot. Wenn aber ein homozygot purpurfarbener, kapuzenfahniger Biotypus mit einer rotblühenden, aufrechtfahnigen gekreuzt wurde, erhielt man zwar als F_1 purpurfarbene, aufrechtfahnige Individuen, aber die F_2-Generation gibt nicht die erwartete Verteilung: 9 Purpur, Aufrecht: 3 Purpur, Kapuze: 3 Rot, Aufrecht: 1 Rot, Kapuze pro 16, sondern es wurde kein rotblühendes Individuum mit Kapuze gefunden! F_2 zeigte 1 Purpur, Kapuze: 2 Purpur, Aufrecht: 1 Rot, Aufrecht pro 4. Hier scheint demnach nur ein genotypischer Differenzpunkt vorhanden zu sein, und doch war es aus früheren Kreuzungen bekannt, daß zwei vorhanden sind. Die 2 „Purpur, Aufrecht" sind heterozygot, ganz wie die F_1-Generation selbst, welcher sie ja auch völlig gleich sind; und „Rot, Kapuze", die Kombination der zwei rezessiven Eigenschaften, wurde überhaupt nicht gebildet.

In einer anderen experimentellen Serie wurde eine weniger starke „Ab-

stoßung" gefunden. Einige Platterbsen haben runde Pollenkörner, andere längliche. Kreuzung ergibt „Länglich" dominierend; somit F_2 in 3 „länglich" : 1 „rund" geteilt. Wir wissen aus dem früher Erwähnten, daß eine Kreuzung von purpurn blühenden mit rot blühenden Pflanzen in F_2 3 „Purpur" : 1 „Rot" gibt. Eine Kreuzung der homozygoten Biotypen „Länglich, Rot" und „Rund, Purpur" ergibt die F_1-Generation „Länglich, Purpur" — wie zu erwarten. Aber die F_2-Generation war nicht nach dem Schema 9 : 3 : 3 : 1 verteilt, sondern annähernd aus 1 „Länglich, Rot" : 2 „Länglich, Purpur" : 1 „Rund, Purpur" pro 4. Jedoch wurde hier ab und zu ein Individuum mit dem Charakter „Rund, Rot" gefunden, nämlich einmal in einem Gesamtmaterial von 419 Pflanzen. Hier war also eine weniger starke „Abstoßung" zwischen den für die dominierenden Eigenschaften in diesem Falle verantwortlichen Faktoren.

Die parallele Kreuzung „Länglich, Purpur" mit „Rund, Rot" ergab ein ganz anderes Bild. F_1 war hier auch „Länglich, Purpur"; aber die F_2-Generation zeigte folgende Verteilung der vier in Frage kommenden verschiedenen Phänotypen: 1528 Länglich, Purpur; 106 Länglich, Rot; 117 Rund, Purpur und 381 Rund, Rot auf im ganzen 2132 Individuen.

Es entspricht auch diese Verteilung gar nicht dem Verteilungsschema 9 : 3 : 3 : 1, sondern eher einer Verteilung wie etwa 11 : 1 : 1 : 3. Jedenfalls ist es deutlich, daß hier die beiden Dominanten „Länglich" und „Purpur" häufiger als erwartet bei dieser Individuenserie kombiniert sind. Und selbstverständlich muß dasselbe auch für die beiden Rezessiven „Rund" und „Rot" zutreffen; denn bei bevorzugter Vereinigung der beiden Dominanten bleiben mit entsprechender Häufigkeit die beiden Rezessiven ihrerseits auch zu häufig disponibel.

In diesem Falle, wo die beiden Dominanten von demselben P-Biotypus kamen, waren offenbar die betreffenden Faktoren (allgemein als A und B) bei den F_1-Gameten zu häufig vereinigt; sie erscheinen hier recht fest „gekoppelt". Wo aber, wie im vorigen Beispiel, dieselben Faktoren von je einem Elter kamen, waren sie in den Gameten der F_1-Generation viel zu selten vereinigt.

Trennungsschwierigkeit.

Bateson und Punnett haben diesen Gegensatz einheitlich aufgefaßt, nämlich als Folge einer erschwerten Trennung solcher Gene oder Faktoren, die von demselben homozygoten Elter in die Heterozygote gebracht wurden. Denn dieses führt in einem Falle zur Erscheinung der „Koppelung", im anderen Falle zur „Abstoßung".

Wo glatte Trennung und dadurch bedingte freie Kombination der Gene vorhanden ist, werden bei zweifacher Heterozygotie die vier Gametenformeln A, B; A, b; a, B und a, b gleich häufig realisiert.

In unseren beiden soeben erwähnten Fällen aber liegen wohl Trennungsschwierigkeiten vor; und das Resultat der zwei verschiedenen Kreuzungen wird demnach in F_2 verschiedenes ergeben. Durch einfaches Probieren findet man bald, daß in diesen beiden Fällen die bevorzugten Faktorenkombinationen in den Gameten etwa sieben- bis achtmal häufiger als die schwieriger realisierbaren Kombinationen erfolgt sind.

Das allgemeine Kombinationsschema der Faktoren bei zweifacher Heterozygotie wurde S. 623 gegeben, woraus ja die Phänotypenverteilung 9 : 3 : 3 : 1 resultiert. Setzen wir nun aber z. B. die relativen Häufigkeitszahlen 7 : 1 : 1 : 7 für die vier Gametenkonstitutionen *A, B*; *A, b*; *a, B* und *a, b* in das Schema ein, erhalten wir statt 16 Zygoten deren 256; und wie leicht mittels des Schemas zu prüfen ist, wird die dementsprechende Phänotypenverteilung diese sein: 177 : 15 : 15 : 49 pro 256.

Die oben erwähnte Reihe von 2132 F_2-Individuen sollte demnach folgende Verteilung zeigen:

1474,1 : 124,9 : 124,9 : 408,1

Die Beobachtung ergab: 1528 : 106 : 117 : 381.

Hätten wir statt 7 : 1 : 1 : 7 mit den Häufigkeitszahlen 8 : 1 : 1 : 8 für die Gameten operiert, würden wir pro 2132 zu erwarten haben:

1487,1 : 111,9 : 111,9 : 421,1,

was ebensogut der Beobachtung entspricht.

Was nun die andere Kreuzung betrifft, bei welcher *A, b* und *a, B* die bevorzugten Kombinationen sind, während Gameten der Formel *A, B* und *a, b* selten realisiert sind, erhalten wir durch Einsetzen der entsprechenden Häufigkeitswerte 1 : 7 : 7 : 1 in das Schema die Phänotypenverteilung pro 256:

129 : 63 : 63 : 1.

Für die fraglichen 419 Pflanzen war demnach die Erwartung:

Länglich, Purpur		Länglich, Rot		Rund, Purpur		Rund, Rot	
211,2	:	103,1	:	103,1	:	1,6	gegen gefunden:
226		95		97		1	

Die Gametenreihe 1 : 8 : 8 : 1 würde für 419 diese Verteilung geben:

210,7 : 103,5 : 103,5 : 1,3,

die sehr wenig von der 1 : 7 : 7 : 1-Reihe abweicht.

Bateson und Punnett sind geneigt, ganz bestimmte generelle Zahlenangaben für alle derartige Erscheinungen in der Pflanzenwelt anzunehmen. Die zahlreichen Beispiele von Koppelungen und Abstoßungen, die jetzt bekannt sind, lassen sich aber nicht in ein solches System zwingen. Vielleicht sind sogar die Zahlenverhältnisse durch Lebenslagefaktoren beeinflußbar.

Geschlechtsbestimmung.

Die ganze Sache ist noch ungenügend durchgeprüft und namentlich sind nur wenige Beispiele entsprechender Art aus dem Tierreich bekannt, wo aber Koppelung mit Geschlechtsfaktoren häufig vorkommt. Dadurch werden wir zum Problem der Geschlechtsbestimmung geführt. Die zytologische Seite dieser Frage ist in dem 2. Band beleuchtet. Und auch die Frage der numerischen Geschlechtsverteilung müssen wir hier beiseite lassen (vgl. den Artikel E. Baur im Band Physiologie und Ökologie), obwohl viele Relationen zu diesem Kapitel vorhanden sind. Nur das eine sei gesagt, daß im großen ganzen, wenn auch mit sehr starken Variationen, die beiden Geschlechter ungefähr gleich zahlreich repräsentiert sind, also im Verhältnis 1 : 1.

Schon gleich nach Wiederentdeckung der Mendelschen Spaltungen war

Sexueller Dimorphismus.

es verschiedenen Forschern, z. B. Bateson, klar, daß der sexuelle Dimorphismus eine gewisse Analogie mit Spaltungserscheinungen darbietet. Correns hat besonders mit zweihäusigen Pflanzen, z. B. *Bryonia dioica* und deren Kreuzung mit der einhäusigen *Bryonia alba*, eingehend gearbeitet. Zunächst sei gesagt, daß durch die normale Befruchtung der weiblichen *dioica*-Pflanzen — mit *dioica*-Männchen — 50 Prozent von jedem Geschlecht entstehen. Diese Geschlechtsverteilung kann als „Mendel"sche Erscheinung möglichst einfach solcherart verstanden werden: Entweder sind die Weibchen oder die Männchen heterozygot in bezug auf einen Faktor, welcher das realisierte Geschlecht entscheidet. Und das betreffende Geschlecht verhält sich als eine dominierende Eigenschaft. Ist das männliche Geschlecht das heterozygote, so wird ein Männchen die hier in Frage kommende Formel *Mm* haben und ein Weibchen wird mit *mm* zu bezeichnen sein. Die Gameten des Männchens sind zweierlei: *M* und *m*, während das Weibchen nur einerlei Gameten hat, nämlich *m*. Hieraus resultieren die beiden, gleich häufigen Kombinationen *Mm* und *mm*, 50 Prozent von jedem Geschlecht. Es versteht sich dabei von selbst, daß ein solcher Faktor *M* (Maskulinum), bzw. das Fehlen eines Faktors, nur sozusagen auslösende Wirkung hat; die Analyse der Sexualität ist hier ja im allerhöchsten Grade relativ; es handelt sich nur um eine Differenz!

Falls die Weibchen sexuell heterozygot sind, könnte man mit *F* (Femininum) einen „Weiblichkeitsfaktor" bezeichnen, und die Weibchen könnten als *Ff*, die Männchen als *ff* in Rechnung geführt werden; es dreht sich ja auch hier nur um einfache Symbole der geschlechtlichen Differenz.

Correns kreuzte *B. dioica* mit *B. alba*, welche letztere ja für sich allein nur Zwitterindividuen erzeugt. Je nachdem die Kreuzung mit weiblichen oder mit männlichen *dioica*-Pflanzen ausgeführt wurde, gewann Correns ein verschiedenes Resultat. Im ersten Falle wurden nur weibliche Individuen, im zweiten Falle aber 50 Prozent männliche und 50 Prozent weibliche Individuen erhalten. Unzweifelhaft sind somit alle Eizellen der *Bryonia dioica* geschlechtlich identisch, und zwar weiblich „bestimmt" oder „gestimmt", während zweierlei Pollenkörner vorhanden sind, nämlich solche, die weiblich und solche, die männlich gestimmt sind.

Es müssen demgemäß die männlichen Individuen der *Bryonia dioica* sexuell-heterozygot sein, *Mm*, während die weiblichen Pflanzen sexuell-homozygot und hier als *mm* in Rechnung zu führen sind.

Es ist nun aber für das Verständnis der Geschlechtsbestimmungsfrage äußerst wichtig, im Auge zu behalten, daß der betreffende einzelne Faktor — hier also *M*, dessen „Anwesenheit" entscheidet, daß die Zygote maskulin wird, und dessen „Fehlen", *m*, die Zygote feminin bestimmt — selbstverständlich nicht allein die Verantwortung für alle die zahlreichen Vorgänge und Eigenschaften hat, welche das fragliche Geschlecht charakterisiert. Der hier als „geschlechtsbestimmend" betrachtete Faktor ist ja nur ein Plus (oder ein Minus) zur sonstigen genotypischen Konstitution der betreffenden Zygote, und dieses Plus oder Minus beeinflußt die ganze Reaktionsnorm derart, daß (unter den

normalen äußeren Bedingungen) die Ontogenese ein Weibchen — bzw. ein Männchen — entwickelt.

Im Tierreiche hat man bald sexuelle Heterozygotie bei den Männchen, bald aber bei den Weibchen gefunden; es ist dies wohl von Ordnung zu Ordnung verschieden. So hat man bei Schmetterlingen, Hühnervögeln, Kanarienvögeln und Tauben durch Zuchtexperimente sexuell-heterozygote Weibchen konstatiert, während z. B. *Drosophila* (Dipteren) und die Katze im männlichen Geschlecht heterozygot sind. Für Menschen ist die Sache noch nicht sicher entschieden, jedoch ist höchstwahrscheinlich das männliche Geschlecht heterozygot.

Geschlechtsbegrenzte Vererbung. Bei Tieren hat man in vielen Fällen eigentümliche „Koppelungen" bzw. „Abstoßungen" des geschlechtsbestimmenden Faktors mit anderen Faktoren für die Forschung benutzen können. Diese Forschung fing mit Doncasters und Raynors Arbeiten über den Stachelbeerspanner (*Abraxas grossulariata*) an. Die von Pearl u. a. aufgeklärten Verhältnisse der bekannten gittrig gemusterten „Barred-Plymouth-Rock"-Hühner können hier als Beispiel dienen. Das erwähnte Muster ist sowohl den Hähnen als den Hennen „konstant" eigentümlich; man könnte darum glauben, es sei eine „homozygote Eigenschaft" in beiden Geschlechtern. In den Hähnen ist es auch so: Kreuzt man einen solchen Hahn mit einer gleichmäßig schwarzen Henne aus reiner Rasse, werden alle Nachkommen, die männlichen sowie die weiblichen, gegittert; diese letztere Eigenschaft dominiert über gleichmäßig verteilte Farbe.

Wird aber eine Barred-Plymouth-Rock-Henne mit einem schwarzen Hahn gekreuzt, so erhält man das sonderbare Resultat: Die F_1-Generation ist nicht homogen, sondern alle Hähne sind „gegittert" wie die Mutter, alle Hennen aber gleichmäßig gefärbt wie der Vater! Offenbar kann die gegitterte Henne der „reinen Rasse" nicht homozygotisch in bezug auf das Gittermuster sein, während aber der Hahn in dieser Beziehung homozygotische Konstitution hat.

Im Anschluß an andere Erfahrung hat Pearl klargelegt, daß die Hennen stets auch sexuell heterozygot, die Hähne aber sexuell homozygot sind. Die sexuelle Formel einer Henne ist somit Ff, die Formel eines Hahnes ff.

Das Gittermuster (englisch „Barred") verhält sich in diesen Kreuzungen als durch einen einzigen dominierenden Faktor bedingt, Spaltung nach 3 : 1 zeigend, weshalb wir hier mit einem Gitterfaktor B operieren können. Die vorliegenden Erscheinungen können durch die Annahme verstanden werden, daß B von dem „Femininfaktor" F abgestoßen wird — oder, was dasselbe bedeutet, daß B mit f „gekoppelt" ist.

Demnach sollten wir für den Barred-Plymouth-Rock-Hahn die Formel BB, ff, anwenden, während die Henne so zu bezeichnen wäre: Bb, Ff. Der Hahn produziert als homozygot nur eine Sorte von Gameten, B, f; die Henne, obwohl zweifach heterozygot, bildet nun aber wegen der Koppelung nicht viererlei, sondern nur zweierlei Gameten, B,f und b,F. Die normale Befruchtung ergibt somit zweierlei Zygoten $B,f + B,f = BB, ff$; und $b,F + B,f = Bb, Ff$; also beziehungsweise Hahn und Henne der gegitterten Rasse.

Nicht gegitterte Tiere sind also — wenn nur von Geschlecht und Gitterung die Rede ist — durch die Formeln *bb, ff* — Hahn — und *bb, Ff* — Henne — zu bezeichnen. Der Hahn bildet auch hier nur eine Sorte von Gameten, *b, f*; die Henne wiederum zwei, *b,f* und *b,F*. Die Befruchtung gibt hier natürlich nichtgegitterte Hähne und Hennen.

Die beiden verschiedenen Kreuzungen: I. nichtgegitterte Henne × gegittertem Hahn, und II. gegitterte Henne × nichtgegittertem Hahn, ergeben demnach das folgende Resultat in der F_1- und F_2-Generation:

Generationen und deren Gameten	I.	II.
	Hahn gegittert, Henne schwarz	Hahn schwarz, Henne gegittert
P-Rassen { Hahn Henne	*BB, ff* — homozygot. gegittert *bb, Ff* — schwarz	*bb, ff* — homozygot. schwarz *Bb, Ff* — heterozygot. gegittert
Gameten der *P* { ♂ ♀	*B,f* *b,f* und *b,F*	*b,f* *B,f* und *b,F*
F_1 { Hähne . . . . . Hennen	*Bb, ff* *Bb, Ff* { sowohl Hähne als Hennen heterozygot. gegittert	*Bb, ff* { Hähne heterozygot. gegittert *bb, Ff* — Hennen schwarz
Gameten der F_1 { ♂ ♀	*B,f* und *b,f* *B,f* und *b,F*	*B,f* und *b,f* *b,F* und *b,f*
F_2 { Hähne	*BB, ff* und *Bb, ff* { Hähne alle gegittert, aber die Hälfte heterozygot.	*Bb, ff* und *bb, ff* { Die halbe Anzahl beider Geschlechter heterozygot. gegittert, die andere Hälfte schwarz.
F_2 { Hennen	*Bb, Ff* und *bb, Ff* { Die Hälfte der Hennen gegittert, die Hälfte schwarz	*Bb, Ff* und *bb, Ff*

Durch allerlei Rückkreuzungen konnte die Richtigkeit der aus dem Schema gezogenen Folgerungen geprüft werden, z. B. die sehr wesentliche Sache, daß hier überhaupt nur heterozygot gegitterte Hennen realisierbar sind, während sowohl homo- als heterozygotisch gegitterte Hähne erhalten werden können. Der Wert derartiger Schemata liegt ja in der Zuverlässigkeit, mit welcher sie nicht nur die schon gefundenen Resultate darstellen, sondern die noch nicht realisierten Kombinationen voraussagen können.

Der hier als Beispiel erwähnte Fall zeigt eine besondere Relation des betreffenden geschlechtsbestimmenden Faktors — hier *F* — zu einem anderen genotypischen Faktor *B*, und zwar eine „Abstoßung", die als sehr stark bezeichnet werden kann. Ob sie absolut ist, bleibt noch zu entscheiden. Derartige Fälle von Abstoßung oder Koppelung werden als „geschlechtsbegrenzte Vererbung" bezeichnet, indem ein geschlechtsbestimmender Faktor mit im Spiele ist. Die Bezeichnung ist jedoch sehr wenig glücklich, da ja doch durch passende Kreuzungen alle denkbaren Phänotypen erhalten werden können. Den sub II in dem gegebenen Schema auftretenden Spezialfall, daß (in F_1) Töchter den väterlichen Charakter und Söhne den mütterlichen Charakter erhalten, hat man auch als „gekreuzte Vererbung" bezeichnet.

Gekreuzte Vererbung.

Solche Fälle sind sehr verbreitet, auch beim Menschen. Eine Form der Farbenblindheit zeigt z. B. ähnliche Vererbungsweise, mit der Komplikation, daß meistens nur Männer die Krankheit deutlich zeigen. Die Sache ist aber noch nicht genügend untersucht. Es können die zahlreichen Fälle der jetzt schon erkannten Beispiele „geschlechtsbegrenzter" Vererbung hier nicht erwähnt werden. Nur sei noch angeführt, daß bei dem Stachelbeerspanner, *Abraxas grossulariata*, die Weibchen das sexuell-heterozygote Geschlecht sind; der „Weiblichkeitsfaktor" und ein Farbenfaktor zeigen gegenseitige „Abstoßung", ganz dem entsprechend, was für „Weiblichkeit" und „Gitterung" bei den Hühnern erwähnt wurde. Umgekehrt liegt die Sache nach Hunt Morgans Untersuchung über die kleine „Bananenfliege", *Drosophila ampelophila*; hier sind die Männchen sexuell-heterozygot und der Faktor für „Männlichkeit" zeigt „Abstoßung" gegen einen die Augen betreffenden Farbenfaktor.

Also Hühner und gewisse Insekten u. a. m. sind im weiblichen Geschlechte heterozygot; bei gewissen anderen Insekten, der Katze u. a. m., sind die Männchen sexuell-heterozygot. In einem Punkte scheint dabei aber stets Übereinstimmung zu herrschen: Die zytologischen Untersuchungen haben ergeben, daß — wo überhaupt das Mikroskop einen Unterschied zwischen den Zellkernstrukturen der Männchen und Weibchen konstatieren kann — die Weibchen-Zellen stets in den Kernen ein Mehr an Chromatin (d. h. Zellkern-Fadenelemente) enthalten. Die betreffenden Fälle sind entweder solche, in welchen die Weibchenzellen den Männchenzellen gegenüber ein einseitiges Plus zeigen, oder solche, in welchen die Männchenzellen den Weibchenzellen gegenüber ein einseitiges Minus zeigen. So scheint die Verschiedenheit in bezug auf die sexuelle Heterozygotie in eine „höhere Einheit" aufzugehen. Immer aber bleibt es noch gänzlich unentschieden, ob die mikroskopisch konstatierten Strukturunterschiede zwischen Männchen- und Weibchenzellkernen mehr sind als Symptome der schon erfolgten Geschlechtsbestimmung. Ursachen und Wirkungen sind hier nicht leicht zu präzisieren. Und die Zytologie arbeitet ja auch in anderer Weise als die experimentelle Vererbungsforschung. Beide beleuchten aber doch gegenseitig in schöner Weise ihre Erfahrungen, wie es des Näheren in den Bänden Zellen- und Gewebelehre der „Kultur der Gegenwart", red. von Strasburger resp. O. Hertwig, zu sehen ist.

Weitere Komplikationen.

Haben alle die Erscheinungen, welche hier als genotypische Korrelationen bezeichnet wurden, also „Abstoßung", „Koppelung", „geschlechtsbegrenzte" und „gekreuzte" Vererbung, schon sehr stark dazu beigetragen, die nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Erfahrungen angenommene prinzipielle Einfachheit der Vererbungserscheinungen in eine für den „Mendelismus" recht schwierige Kompliziertät umzuändern, so treten uns in der Frage möglicher „unreiner Abspaltung" weitere Schwierigkeiten entgegen.

Unreine Abspaltung.

So hat man mitunter die Meinung geäußert, daß die Gene nicht immer glatt und rein trennbar sind, sondern daß sie sich gegenseitig beeinflussen können, etwa im Sinne einer „Verunreinigung". Es hängt dies übrigens eng mit der Vorstellung von nichtspaltenden „Mittelformen" zusammen, eine Sache,

die hier S. 630 näher erwähnt wurde. In allen solchen Fällen wird man mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß die betreffenden gekreuzten Rassen sich in zahlreicheren Punkten unterscheiden, als im voraus zu vermuten war, und darum wird die F_2-Generation anscheinend unregelmäßig beschaffen sein. Verschiedene Fälle, namentlich in bezug auf Farbennuancen, wo „Unreinheit" nur zu leicht angenommen worden ist, hat man in dieser Weise erklären können.

Hier sei als sehr lehrreicher Fall Nilsson-Ehles Kreuzung einer gewissen in den Deckspelzen „schwarzen" Haferrasse mit einer „weißen" erwähnt. Die F_2-Generation ergab 12 „schwarze": 3 „grauen": 1 weißen Pflanze; erwartet wurde 12 schwarz : 4 weiß (also 3 : 1). Hier liegt aber keine Verunreinigung vor (etwa „grau" als „unrein weiß"), sondern es war zweifache Heterozygotität vorhanden und grau war „hypostatisch" unter schwarz (vgl. S. 629).

Bis jetzt ist wohl kein einziger Fall von „unreiner" Abspaltung wirklich konstatiert; die Frage ist prinzipiell von großer Bedeutung und wird wohl allmählich besser beleuchtet werden.

Verschiedene Valenz.

Auch eine andere Frage gehört hierher. So hat u. a. der eifrige Mendelforscher Castle behauptet, daß die Gene oder Faktoren verschiedene Intensität haben können, also gewissermaßen mit verschiedener „Valenz" auftreten können. Seine offenbar sehr komplizierten Experimente, namentlich mit Nagern, deren genotypische Reinheit wohl stets eine sehr heikle Sache ist, eignen sich aber weniger gut zur Grundlage derartiger Diskussionen. Jedenfalls ist es gefährlich, gewissermaßen in Verzweiflung über die Kompliziität der Erscheinungen, so starke Modifizierungen der Auffassung über die „Einheiten" der Vererbung einführen zu wollen — denn sie würden ja den ganzen Sinn des „Mendelismus" in Abrede stellen und inkonsequenterweise die alte Lehre einer kontinuierlichen Verschiebung der Natur der Biotypen stützen.

Die allerdings fast unheimlich steigenden Komplikationen der Vererbungserscheinungen müssen allmählich eine Reaktion gegen die übergroßen Hoffnungen begeisterter Mendelianer hervorrufen — Hoffnungen, welche wohl darin gipfelten, die ganze Organisation eines gegebenen Biotypus in diskrete „Faktoren" auflösen zu können. So leicht geht es aber nicht; die ganze bis jetzt ausgeführte Mendelsche Analyse betrifft ja doch nur recht oberflächliche Charaktere der fraglichen Organismen, oder jedenfalls — wie bei den „Geschlechtsfaktoren" — höchstens auslösende Agentien in der Organisation. Das „tiefere Wesen" der Organisationen ist dabei noch ziemlich unberührt geblieben.

Spezies-Bastarde.

Die größten Schwierigkeiten treffen wir dementsprechend auch, wenn von Kreuzungen zwischen wesentlich verschiedenen Biotypen, verschiedenen „Spezies", die Rede ist. Die Verhältnisse liegen dabei so kompliziert, und mit den modernen Hilfsmitteln ist noch so wenig hier gearbeitet, daß wir an dieser Stelle die Sache nicht näher verfolgen können. Nur sei hervorgehoben, daß auch bei „Speziesbastarden" vielfach Spaltungen vorkommen, die den Mendelschen Fällen ganz entsprechen. Oft aber treten bei Spezieskreuzungen Störungen auf, indem entschiedene Mißbildungen auftreten u. a. m., wie auch die Erscheinung

der Unfruchtbarkeit vieler Bastarde oder besonderer Kombinationen in F_2 hier störend einwirkt. Für verschiedene Spezieskreuzungen wird gelegentlich angegeben, daß sie keine Spaltung zeigen, sondern konstante Mittelformen zwischen den Eltern zeugen; etwa in ähnlicher Weise, wie es oft angegeben wird, daß Mulatten eine nichtspaltende Zwischenform zwischen Neger und Europäer sein sollen. Hier aber haben die modernen, umfassenden Untersuchungen amerikanischer Forscher nachgewiesen, daß Spaltungen ganz regelmäßig vorkommen, nur sind viele Farbfaktoren (etwa wie in den Nilsson-Ehleschen Fällen mit Getreide) im Spiele, was die Spaltung verwischt.

Höchstwahrscheinlich trifft dasselbe allgemein auch für Speziesbastarde zu, aber die ganze Frage ist bis jetzt so wenig wissenschaftlich erforscht, daß wir noch kein sicheres Urteil darüber haben können, ob überhaupt nichtspaltende Bastarde entstehen können. Wir sehen nur ein, daß die Forschung hier vor einer sehr schwierigen Aufgabe steht, zu deren Lösung wir wohl kaum noch recht vorbereitet sind, indem das Studium der weniger großen Biotypenunterschiede ja doch nur erst angefangen hat.

Genotypische Auffassung.

Für unsere „genotypische" Auffassung der Vererbungserscheinungen bedeutet Erblichkeit eigentlich nichts als Anwesenheit gleicher Gene in den sukzessiven Generationen einer Deszendenzreihe; und die Spaltungserscheinungen bei Heterozygoten bilden hier die wesentlichste Basis für die spezielle Einsicht in den Vererbungsvorgang bzw. Vererbungsfortfall.

Auf drei Fragen stoßen wir dabei aber sofort. Erstens diese: Gibt es nicht Vererbungserscheinungen, die nichts mit den Genen bzw. den Mendelschen Faktoren zu tun haben, sondern ganz unabhängig von diesen Dingen sind? Zweitens wird man ferner fragen: Sind nicht durch die Blutsverwandtschaft an sich doch so viele gemeinsame Züge bedingt, daß eine nähere oder fernere Verwandtschaft aus dem Grade der Ähnlichkeit, bzw. aus dem gegenseitigen Verhalten gegebener Organismen geschlossen werden kann? Und drittens: Obwohl die Zahl der möglichen Kombinationen der Gene durch verschiedene Kreuzungen eine überwältigend große ist, so können doch derartige Kombinationen nicht immer erfolgen, z. B. nicht bei asexuellen Organismen. Indem doch auch bei diesen eine sehr große Mannigfaltigkeit verschiedener Biotypen vorkommt, müssen wir fragen: Können überhaupt, und dann in welcher Weise, genotypische Unterschiede, bzw. neue Biotypen ganz unabhängig von Kombinationen schon existierender genotypischer Elemente entstehen?

Diese drei Fragen werden in den folgenden Kapiteln zu behandeln sein.

Falsche Erblichkeit.

6. Scheinbare Vererbung. Infektion und Tradition. Daß Nachkommen ihren Vorfahren ähnlich sind — oder sein können —, ist in erster Linie dadurch bedingt, daß die Individuen der verschiedenen Generationen der Deszendenzreihe im großen ganzen sehr übereinstimmende genotypische Konstitution haben, eine Übereinstimmung, deren gesetzmäßige Störung durch die „Spaltungen" bei Heterozygotie in den vorigen Kapiteln näher erwähnt wurde. Aber alle Ähnlichkeit zwischen nahen Blutsverwandten braucht wahrlich nicht genotypisch bedingt zu sein. Die Lebenslage kann hier großen Einfluß

ausüben. Individuen derselben reinen Linie können recht verschieden entwickelt werden, wenn sie verschiedenen Entwicklungsbedingungen ausgesetzt sind. Und umgekehrt: genotypisch verschiedene Individuen, unter spezieller, identischer bzw. abweichender Lebenslage entwickelt, können einander sehr ähnlich sein. Jeder Pflanzenzüchter oder Blumengärtner kennt Beispiele dieser Art; wie es ja auch eine bekannte Sache ist, daß nicht jede Eigenschaft, die zur Reaktionsnorm eines Biotypus gehört, unter allen Lebenslagen sich zeigt.

Hier treffen wir eine erste Form „scheinbarer" — oder „falscher" — Erblichkeit; nämlich das Vorhandensein eines Charakters bei Eltern und Nachkommen einer Deszendenzreihe, die unter besonderen äußeren Verhältnissen lebt, während z. B. eine andere Deszendenzreihe von gleichem Biotypus den betreffenden Charakter nicht besitzt, eben weil ihre Generationen unter anderen Verhältnissen leben. Viele Pflanzenspezies, von der Ebene ins Gebirge verpflanzt, erhalten dort ein neues, mehr gedrungenes Gepräge. Generation nach Generation kehrt dieses Gebirgsgepräge wieder; es scheint „vererbt" zu werden. Werden solche Individuen aber ins Tiefland zurückgeführt, so zeigt es sich bald, daß nur von „falscher Erblichkeit" die Rede war. Derartige Versuche sind von Nägeli, Bonnier u. a. gemacht worden.

Hätte man für solche Versuche eine nicht einheitliche, sondern gemengte Population verwendet, wären höchstwahrscheinlich im Laufe der Jahre einige der Biotypen im Gebirge bevorzugt, andere aber ausgemerzt; kurz eine Selektion hätte tätig sein können, und man würde anscheinend eine erbliche Veränderung eines Biotypus durch die Verpflanzung erhalten haben. Jetzt aber, nach dem Durchdringen des Prinzips der reinen Linien, sieht man ein, daß ein solcher Schluß ganz falsch ist.

Anpassung.

Die ganze ältere Lehre von erblicher Umprägung unter „Anpassung" an neue Lebenslagen ist demgemäß aufzugeben, indem überhaupt kein einziger Versuch mit genotypisch einheitlichem Material dafür spricht. Wir brauchen darum auch nicht näher zu beleuchten, daß diese, von Lamarck herrührende Lehre in der exakten Vererbungsforschung jetzt keine Rolle mehr spielt. Nur wenn von „extremen" Lebenslageänderungen die Rede ist, kann die Sache anders liegen, wie es im 8. Kapitel erwähnt wird.

Eine wirkliche „Überführung" von Eigenschaften kann aber doch mitunter erfolgen, und diese Überführung, die nichts mit genotypischer Konstitution zu tun hat, bietet ein weiteres Material „falscher" Erblichkeit. Hierher gehören zunächst allerlei Beeinflussungen des jungen Fötus bzw. pflanzlichen Embryos seitens des mütterlichen Organismus. Eine durch Injektion gewisser Gifte, z. B. Rizin, allmählich gegen das betreffende Gift immunisierte Maus kann Junge gebären, die anfänglich auch immun sind. Hier ist wohl eine wirkliche Überführung der Antoxineit von der Mutter erfolgt; die entsprechende Immunität männlicher Tiere wird nicht überführt. Man kennt auch Fälle, wo Infektionen (Syphilis und Tuberkulose) durch die Mutter — vielleicht auch durch den Vater? — auf das noch ungeborene Kind übertragen wurde. Sollte eine derartige Infektion Generation nach Generation fortgesetzt werden können,

wäre eine Erscheinung, die einer Vererbung ähnlich — aber eben nur ähnlich — sähe, konstatiert.

Sehr interessant sind die von Correns und Baur studierten Erscheinungen der nur durch die Mutterpflanze überführten Weisbuntheit verschiedener Pflanzen, Erscheinungen, deren Beziehungen zur genotypischen Konstitution der betreffenden Pflanzen noch nicht klargelegt sind.

Auch die Beeinflussung der Nachkommen durch sehr reichliche (oder umgekehrt sehr dürftige) Ernährung der Mütter, bzw. der Mutterpflanzen, gehört hierher und kann nur zu leicht mit „echten", d. h. den Genotypus betreffenden Vererbungserscheinungen verwechselt werden. Es fehlen noch durchgeführte Untersuchungen auf diesem Gebiete, wo die äußerste Sorgfalt in bezug auf „Reinheit" des benutzten Materials geboten ist.

Allerlei vermeintliche Selektionswirkungen gehören wohl auch hierher, so vielleicht gewisse von Castles Angaben, daß z. B. durch Selektion pigmentarmer Ratten die Pigmentarmut sukzessiv im Laufe einer Reihe von Generationen gesteigert werden kann. Hier scheinen pathologische Nachwirkungen vorzuliegen, indem die betreffenden Tiere augenscheinlich geschwächt und abnorm klein sind. Daß dabei übrigens komplizierte Spaltungen mit im Spiele sind, steht kaum zu bezweifeln.

Pfropfhybride. Die früher allgemein verbreitete Annahme, daß Pfropfhybride existieren, d. h. daß durch Transplantationen von vegetativen Organen einer Spezies oder Rasse auf den Körper einer anderen Spezies oder Rasse ein Bastard durch Zellenvereinigung oder sonstwie entstehen könne, haben sich nach Winklers und Baurs neueren Arbeiten als wenigstens ganz problematisch gezeigt. (Vgl. den Artikel Baur.) Auch die Ovarialtransplantationen an Tierkörpern haben nur negative Resultate ergeben, wie Castle und Phillips gezeigt haben.

Die an allerhand ältere unkritische, oder an moderne nicht genügend rein ausgeführte Arbeiten auf dem Gebiete der Erblichkeitsforschung geknüpften Vorstellungen über mehr oder weniger leichte Beeinflussung, „Mischung" und „Verschiebung" der genotypischen Konstitutionen können hier ja nicht näher diskutiert werden. Die Erblichkeitsforschung kann nicht immer wieder mit alten unsicheren Angaben und deren Deutungen arbeiten; sie verhält sich wie die Chemie: die Fragen müssen mit stets präziseren Methoden experimentell angegriffen werden; und in dieser Weise sind alte Ideen zu revidieren, zu verifizieren oder zu verwerfen.

Tradition. Eine Sache, die mit biologischen Vererbungserscheinungen und Evolutionen nur zu häufig verwechselt wird, kann mit dem Worte Tradition bezeichnet werden. Philosophen und Kulturhistoriker, Sprachforscher und Archäologen lieben oft Bilder aus der Biologie zu benutzen, um ihre Auffassungen über die Entwicklung auf den verschiedenen Gebieten der menschlichen Kultur durch „Analogien" zu illustrieren. Derartige vergleichende „geistreiche" Betrachtungen schaden aber nur zu leicht, indem sie so äußerst leicht eine Verwechslung der Produkte oder Manifestationen der menschlichen Lebenstätigkeit (Bauten, Geräte, Sprachen, Sitten, Kenntnisse und Künste) mit

lebenden Organismen veranlassen. Die betreffenden Schriftsteller mögen dabei selbst im klaren darüber sein, daß sie nur in rein bildlicher Weise reden, wenn sie z. B. sagen, daß Ozeandampfer von primitivsten Booten „abstammen", oder daß gewisse vorgeschichtliche Tempelbauten die „Stammväter" südeuropäischer Kirchentypen sind usw. Dasselbe trifft zu, wenn gesagt wird, daß die modernen Sicherheitsnadeln „Nachkommen" von altertümlichen Fibulaformen sind oder wenn es heißt, daß eine Sprache von einer oder mehreren älteren „abstammt" oder gar als „Bastard" entstanden ist.

In allen diesen Fällen ist ja überhaupt nur die Rede von *Vorbildern* und *Nachahmungen*, eben von *Traditionen* als Typen erhaltendes bzw. entwickelndes Prinzip. Ebenso mit den Sprachen und allem anderen, was unsre Kultur entwickelt hat — eben mit Ausnahme der domestizierten Organismen, die sich als „Rassen" *selbst fortpflanzen*, dabei aber auch *traditionell gepflegt* werden!

Bei Behandlung der Sprachen werden oft biologische Wörter gebraucht; die Ausdrücke: „das lebende Wort", „die Sprache ist ein lebender Organismus" u. dgl. m. sind wahrlich nur zu leicht in ihrer reinen Bildlichkeit irreleitend. Es wird dem weniger scharfen oder nicht stets wachen Kritiker nur zu leicht eine reale Übereinstimmung vorgespiegelt, zwischen einerseits *lebenden zeugungsfähigen Organismen*, deren „erbliche" Eigenschaften durch die genotypische Konstitution bedingt sind — und anderseits *nichtlebenden Produkten*, die *Vorbilder einer Tradition* sein können.

Im praktischen Leben ist es allerdings oft schwierig, einen Mann von allen seinen Sachen und Tätigkeiten zu trennen. Aber der Unterschied zeigt sich sofort, wenn wir seine Nachkommen betrachten. Diese „erben" — aber in des Wortes *juristischer* Bedeutung — seine irdischen Güter; seine persönlichen Kenntnisse und erworbenen Fertigkeiten aber werden nicht vererbt. Die Eigenschaften der Kinder, insoweit biologische Vererbung in Frage kommt, sind ja durch die genotypische Konstitution und den Grad der Heterozygotität bestimmt, nicht durch die persönlich realisierten Charaktere der Eltern. Durch Erziehung aber, Trainierung, Beispiele der Eltern usw., kurz durch *Tradition*, eben einen sehr wichtigen Faktor in der Lebenslage der Menschen, können — mit oder ohne Hilfe der Literatur — Sprachen und Dialekte, Kenntnisse und Fertigkeiten, Gewohnheiten und Sitten, Glauben und Aberglauben durch zahllose Generationen beibehalten werden.

Falsche Analogien.

Erblichkeit und Tradition sind somit zwei ganz scharf zu trennende Begriffe, und es ist sehr zu bedauern, wenn die Tradition als „soziale Erblichkeit" bezeichnet wird. Denn dadurch werden falsche Analogien befördert und Unklarheit statt Klärung erreicht. Es muß aber gesagt werden, daß die Biologie eigentlich hier eine große Schuld hat, indem sie das Wort Erblichkeit oder Vererbung aus dem täglichen Leben nahm. Und dieses Wort bedeutet wahrlich eine „Übertragung". Wir müßten somit eigentlich ein neues Wort für die biologische Erblichkeit ausfindig machen!

Nur sei noch betont, daß man für das Verständnis *sozialer Fort-*

schritte — Evolutionen unserer Kultur im Anschluß an Verschiebungen der Traditionen — mit allen solchen Vorgängen rechnen kann, die wir als irrelevant für eine eigentliche (d. h. genotypisch bedingte) Evolution gefunden haben. Selektion der am besten angepaßten sozialen „Organisationen", Bauarten, Verkehrs-Institutionen usw. verschiebt die betreffenden „Typen", vielfach unter gleichzeitiger „Anpassung" an neue Verhältnisse. Und die Tradition befestigt und erhält das durch Anpassung Erworbene! Man versteht leicht, daß die Ideen Darwins und Lamarcks hier einen fruchtbaren Boden finden können; mit biologischer Vererbung, mit genotypisch bedingten Rassen-Konstanz oder Änderungen hat aber alles dieses absolut nichts zu tun.

Denn Fortschritt oder Rückschritt in der ganzen Kulturlage der Völker braucht gar nicht Ausdruck einer Rassenänderung in dem Sinne zu sein, in welchem die jetzige Biologie „Rasse" nimmt (= Biotypus). Falls es überhaupt erlaubt ist anzunehmen, daß wir Menschen heute „besser" daran sind als in alter Zeit, so sagt dieses alles zunächst nur, daß der Zustand der Rasse bzw. der Rassen ein anderer ist — aber nichts ist dabei über eine genotypische, echt „erbliche" Änderung gesagt!

Ontogenese und Phylogenese.

Immer und immer wieder ist zu betonen, daß die persönliche Entwicklung, die „Ontogenese", in ihrer Abhängigkeit von und Wechselwirkung mit der Lebenslage (hierunter die Tradition) durchaus nicht mit der Rassenentwicklung („Phylogenese") verwechselt werden darf; denn hier dreht es sich um Änderungen in der genotypischen Konstitution, den Grundlagen der „erblichen" Reaktionsnorm.

Blutsverwandtschaft.

7. Blutsverwandtschaft und konstitutionelle Übereinstimmung. Im vorigen Kapitel wurde vor der Verwechslung der Begriffe Vererbung (im biologischen Sinne) und Tradition gewarnt, und einige Verwirrungen, die eine solche Verwechslung verursachen, wurden angeführt. Auch hier wird es wichtig sein, zwei Begriffe in ihrer Verschiedenheit scharf zu präzisieren, nämlich die Begriffe Verwandtschaft und Ähnlichkeit. Die beiden Wörter werden oft in ziemlich gleicher Weise benutzt; namentlich wird aber „verwandt" nur zu häufig statt „ähnlich" benutzt. Besonders in der Ästhetik und in der Philosophie hört man von „Verwandtschaft" der Geister, wo „Ähnlichkeit" gemeint wird, — wie oft werden nicht zwei Dichter als „verwandt" bezeichnet, wo eine mehr weniger weitgehende Übereinstimmung ihrer Leistungen vorliegt. Auch in der Chemie spricht man von „Verwandtschaft", wo Übereinstimmung und Analogie vorliegen usw.

In diesen Fällen liegt aber keine große Gefahr in der bildlichen Redeweise; in der Naturgeschichte ist aber seit Darwin ein wirklicher Notzustand eingetreten; hier herrscht sozusagen ein Verwandtschaftsspuk recht bösartiger Natur. Denn hier hat man ja nach dem Sieg des Deszendenzgedankens die Begriffe Ähnlichkeit und Verwandtschaft systematisch fest verwoben. Wo die ältere Naturgeschichte „ideale" Verwandtschaft fand, d. h. typische Übereinstimmungen verwirklichter Ideen eines Schöpfers der organisierten Welt, hat

die „im Lichte des Deszendenzgedankens" reformierte Naturgeschichte genealogische Verwandtschaft, „Blutsverwandtschaft" einsetzen wollen.

Es soll nun durchaus nicht bestritten werden, daß die Annahme eines genealogischen Zusammenhanges zwischen Spezies und Gattungen, die früher nur als „ideal" verwandt betrachtet wurden, eine große Bedeutung für die Biologie gehabt hat. Man ist wohl aber oft etwas zu leicht zu Werke gegangen, wenn man im speziellen eine genealogische Verwandtschaft hat eruieren wollen. Man hat fast immer größere Ähnlichkeit als gleichbedeutend mit näherer Verwandtschaft aufgefaßt. Diese Auffassung mag in den gröbsten Zügen berechtigt sein, insofern wir wohl mit Recht Fuchs und Bär näher verwandt als Katze und Bär ansehen. Aber innerhalb engerer Gruppen ist es schon viel gefährlicher mit Ähnlichkeiten zu operieren, wenn man Verwandtschaft sucht.

Verwandtschaft läßt sich nur genealogisch nachweisen; wo aber die Genealogie fehlt, ist der Nachweis unmöglich. Nichtsdestoweniger hat man „experimentelle Beweise" für Verwandtschaft erbringen wollen und zwar in zwei verschiedenen Weisen, nämlich durch Kreuzungsexperimente und durch die sog. Präzipitinreaktionen.

Fruchtbarkeit und Verwandtschaft.

Das völlige Gelingen einer Kreuzung, die Erzeugung eines Bastardes, der selbst fruchtbar ist, also die Produktion einer F_2-Generation, hat man oft als Zeichen einer recht nahen Verwandtschaft aufgefaßt. Und selbst wo morphologische und physiologische Übereinstimmungen zwischen zwei Spezies oder Rassen sonst eine „Verwandtschaft" andeuten, sollte doch das Gelingen oder Mißlingen einer Kreuzung hier entscheidende Bedeutung haben. Man ist sogar so weit gegangen, daß man aus dem Stadium, bis zu welchem ein nicht-fruchtbarer Bastard — z. B. die F_1-Generation bei Enten u. a. Geflügelkreuzungen nach Polls Arbeiten — seine nicht durchgeführten Gametenbildungsvorgänge bringt, Schlüsse gezogen hat auf den Grad der Verwandtschaft. Solche Schlüsse sind aber irrelevant, denn sie betreffen ja nur die konstitutionellen Beschaffenheiten und nicht die Genealogie.

Wir denken an die Selbststerilität vieler Biotypen, wo, wie Correns fand, Vollgeschwister teils untereinander steril, teils fertil sein können (S. 631); und Baur sowie auch Lidforss haben bei Speziesbastarden gefunden, daß bei völliger Fertilität in der F_1-Generation verschiedene Kombinationen in F_2 auftreten, die steril sind. Das alles sagt deutlich, daß Fertilität nicht eine Funktion der Genealogie ist.

Präzipitinreaktionen.

Die Serotherapie hat unter anderen hochwichtigen Erfahrungen auch die Entdeckung der „Präzipitinreaktion" gezeitigt. Wird etwa einem Kaninchen Blut oder Serum eines anderen Tieres (Pferd, Rind, Hund usw.) eingespritzt, so kann man nach wenigen Tagen aus dem Kaninchen Serum gewinnen, das im Serum der betreffenden anderen Tierart eine Fällung hervorruft. Dabei hat es sich gezeigt, daß die Reaktion ganz spezifisch ist; das „Präzipitin", welches sich nach Injektion von Pferdeblut bildet, ruft wohl im Pferdeserum, nicht aber im Rinder- oder Hundeserum eine Fällung hervor. Doch verhält das Blut „nahe verwandter" (d. h. systematisch einander nahe stehender) Tiere

sich bei dieser Reaktion gleich oder sehr ähnlich; so reagiert das Serum vieler Caniden ganz ähnlich wie Hundeblut, und eine große, wenn auch nicht völlige Übereinstimmung zeigen Menschenblut und Blut der anthropoiden Affen usw. Das hat man experimentelle Beweise für „Blutsverwandtschaft" genannt. Mit aller Anerkennung der großen Bedeutung der grundlegenden Arbeiten von Friedenthal, Wassermann u. a. muß doch betont werden, daß, — wenn hier auch sehr wichtige Übereinstimmungen bzw. Abweichungen gefunden sind — von Genealogie, Blutsverwandtschaft im wahren Sinne, ist doch dabei noch nicht die Rede. Ähnlichkeit ist nun einmal nicht dasselbe wie Verwandtschaft.

Auch diese Versuche, Verwandtschaftsgrade durch Ähnlichkeitsgrade zu messen, sind prinzipiell ebenso verfehlt wie der Versuch der biometrischen Schule, die Vererbungserscheinungen als „Korrelation zwischen Verwandtschaft und Ähnlichkeit" zu definieren und zu berechnen.

Neue Biotypen.

8. Entstehung neuer Konstitutionen. Aus allem hier Mitgeteilten geht als Hauptresultat die Auffassung hervor, daß die persönliche Beschaffenheit eines gegebenen Organismus eine Funktion der betreffenden genotypischen Konstitution ist. Diese ist aber — als solche — ihrerseits ganz unabhängig von den realisierten persönlichen, sagen wir phänotypischen Charakteren der Eltern bzw. der früheren Vorfahren. Und wir verstehen, nach Auseinandersetzung der Spaltungs- und Kombinationsvorgänge, daß die Geschichte der Entstehung eines Genotypus, also die Art und Weise, in welcher seine „Konstitution" erfolgt ist, für die Reaktionsnorm, also für das ganze Verhalten des betreffenden Biotypus nicht maßgebend sein kann. Nur die tatsächlich existierende genotypische Konstitution kommt hier in Frage, ganz wie bei chemischen Gebilden. Wasser, H_2O, Chlorwasserstoff, HCl — oder sonst welche Substanz —, haben keine „präjudizierende" Vorzeit; sie sind immer Wasser, Chlorwasserstoff — oder was sie nun sein mögen —, ganz gleichgültig, woher die konstituierenden Atome oder Radikale hergekommen sind, also ganz unabhängig von der Bildungsgeschichte.

Durch spezielle Untersuchungen hat man gelegentlich dieses für die Organismen schön illustrieren können. In Darbishires umfassender Arbeit mit vielen Generationen von Erbsen zeigte es sich deutlich, daß kein „anzestraler Einfluß" — d. h. Einfluß der persönlich realisierten Charaktere der Vorfahren — vorhanden war.

Die alte Auffassung einer allmählichen „Fixierung" eines Charakters durch sein Vorkommen in vielen konsekutiven Generationen fällt ganz fort: ist der Charakter homozygot bedingt, bleibt er „konstant" (wo die Lebenslage sein Auftreten erlaubt!); wo er heterozygot bedingt ist, erfolgt Spaltung bei der Gametenbildung, ganz gleichgültig ob eine lange Reihe von Vorfahren den Charakter besaß. Bei „scheinbarer Vererbung" können die Dinge aber anders liegen, wie auch da wo „Tradition" im Spiele ist; dabei sind wir aber außerhalb der Fragen von genotypisch bedingten eigentlichen Vererbungserscheinungen (vgl. Kap. 6).

Das Hauptresultat unserer Betrachtungen ist somit die Auffassung, daß die „eigentlichen" Vererbungserscheinungen durch das Zusammenspiel bestimmt konstituierter — insofern also „fester" — Elemente (Gene, Faktoren oder wie man nun sagen will) bedingt sind. Darin liegt eine Analogie mit chemischen Auffassungen, eine Analogie, die jedoch noch nicht weiter ausgeführt ist; und die auch nicht komplett sein kann. Denn neben allen Spaltungs- und Kombinationserscheinungen, die möglicherweise irgendwie chemisch vorgestellt werden könnten, bleibt doch an den betreffenden Zellen, der Eizelle und der Samenzelle, eine sichtbare strukturelle Differenziation, ein *morphologischer* Bau zu berücksichtigen.

Diskontinuität.

Ein wesentlicher Zug in der Analogie der organischen Entwicklungen mit chemischen Erscheinungen ist jedenfalls die *Diskontinuität*: Die Moleküle der Chemie sind diskontinuierlich verschieden — so aber auch die Genenkomplexe oder Genotypen. Alle Heterozygotenspaltungen, das Nichtmischen der Gene und deren mehr oder weniger freie Kombinierbarkeit sind ja samt und sonders Manifestationen einer Diskontinuität, einer sozusagen stoßweisen Verschiedenheit der genotypischen Konstitutionen.

Im Anfange der Bestandesanalyse nach dem Prinzip der reinen Linien zeigten sich meistens recht große Unterschiede zwischen den isolierten Biotypen. Die weiter durchgeführten Bestandesanalysen, sogar solcher Selbstbestäuberpopulationen wie Gerste, Hafer, Erbsen, viele Bohnenrassen u. a., haben aber allmählich gezeigt, daß weit zahlreichere verschiedene Biotypen vorhanden sind, als man anfangs vermutete. Und dabei sind die Unterschiede oft sehr gering, jedenfalls wenn ein einzelner Charakter betrachtet wird. Dies alles macht den Eindruck, daß nur ganz graduelle, kontinuierliche Übergänge vorhanden sind, nicht nur zwischen den einzelnen Individuen, wie wir es ja aus den Variantenverteilungen so gut kennen, sondern auch zwischen den genotypischen Konstitutionen verschiedener Biotypen.

Übergänge.

Gewiß, „Übergänge" finden sich — besonders wenn wir nur *einen* Charakter betrachten und von den korrelativen Variationserscheinungen absehen —, aber „Übergang" ist ein zweideutiges Wort. Hier braucht nur von *statischen* Übergängen die Rede zu sein — Übergängen zwischen den gegebenen *fertigen Dingen*, wie wir sie ja in Sammlungen höchst verschiedener Art stets treffen. Etwas ganz anderes wären aber *genetische* Übergänge, d. h. Übergänge in dem Werdegang, hier also sukzessive Verschiebungen der genotypischen Beschaffenheit im Laufe einer Generationsreihe. Solche sind aber noch niemals nachgewiesen. Alle bisher — nach dem Durchdringen des Prinzips der reinen Linien — sicher beobachteten Änderungen genotypischer Konstitutionen sind diskontinuierlicher, sprungweiser Natur gewesen; daß dabei die Sprünge kleiner oder größer erscheinen, ist unwesentlich.

Der „status quo" enthüllt nicht seinen Werdegang.

Aus dem status quo eines Bestandes kann nun einmal nicht ohne weiteres auf dessen genetische Geschichte geschlossen werden, wie es u. a. *Galton* selbst längst betont hat, indem er speziell davor warnte, eine „Kontinuität in Museen" mit „Kontinuität im Ursprung" zu verwechseln. Aber gerade diese

Verwechslung trifft man so ungemein häufig bei den naturhistorischen Museumsforschern; die zahllosen Beispiele kontinuierlicher Serien geben ja auch, unmittelbar gesehen, dem Gedanken einer entsprechenden kontinuierlichen Evolution eine Stütze, die aber ganz irrelevant ist und mit den Erfahrungen der Vererbungsforschung im allgemeinen gar nicht stimmt.

Soweit nämlich unsere Erfahrungen gehen, werden neue genotypische Konstitutionen nur diskontinuierlich gebildet durch Verlust oder Gewinn, oder vielleicht auch durch Umbildung — etwa Aggregation oder Zersprengung — von genotypischen Faktoren. Es entspricht dieses so ziemlich dem Entstehen neuer chemischer Gebilde, jedoch zunächst nur darin, daß die „Neuheit" diskontinuierlich vom „Ursprungsmaterial" verschieden ist.

Mutation.

Von den regulären Neukombinationen bei Nachkommen der Heterozygoten können wir hier absehen, d. h. „theoretisch"; denn in praxi ist es äußerst schwierig sicher zu entscheiden, ob ein solches Ereignis ausgeschlossen war, wenn eine genotypische „Neuheit" beobachtet ist. Seit dem Erscheinen des großen Werkes von De Vries, „Die Mutationstheorie", hat man gesucht, das alte Wort Mutation als Bezeichnung für derartige genotypische Änderungen zu begrenzen, die unabhängig von Heterozygotenspaltung und Neukombination erfolgen. Die Frage ist für uns also jetzt diese: Kommen solche Mutationen überhaupt vor, und unter welchen Bedingungen treten sie eventuell auf?

De Vries hat an der Jahrhundertwende, u. a. in dem genannten Werke, sehr interessante Arbeiten über die Nachtkerzenspezies *Oenothera Lamarckiana* publiziert, Arbeiten, die ganz wesentlich dazu beigetragen haben, das Interesse und Verständnis für Vererbungsfragen überhaupt zu wecken. Auf einem unbebaut liegenden Felde bei Hilversum in Holland fand De Vries in einem sehr üppigen Bestand der genannten, aus Amerika stammenden Pflanzenspezies, die in Europa als „verwildert" zu betrachten ist, einige Pflanzen, die augenfällig vom gewöhnlichen Speziestypus abwichen. Durch Kultur normaler Exemplare erhielt der genannte Forscher nun im Laufe einer Reihe von Jahren als Resultat vermeintlicher Mutationen eine stattliche Serie von solchen „neuen" Biotypen.

Kritik der Oenothera-Mutationen.

In den letzten Jahren sind von verschiedenen Seiten gegen De Vries' Auffassung, daß hier Mutationen im eigentlichen Sinne des Worts vorliegen, recht schwerwiegende Bedenken erhoben worden. Es würde zu weit führen, die betreffenden Diskussionen näher zu referieren; es muß aber eingeräumt werden, daß nachdem De Vries nicht scharf nach dem Prinzip der reinen Linien gearbeitet hat, seine Kulturen nicht die genügende Garantie dafür bieten können, daß hier nicht komplizierte Heterozygotenspaltungen im Spiele sind. Vor allem haben die analytisch-kritischen Untersuchungen von Gates, Davis und Heribert-Nilsson eine genotypische Unreinheit des De Vriesschen Materials nachgewiesen.

Dabei ist aber durchaus nicht gesagt, daß in den De Vriesschen Kulturen Mutationen nicht eingetreten sind; aber diese sind jedenfalls nicht sicher von möglichen Kombinationen infolge von Heterozygotenspaltungen zu unter-

scheiden. Das ganze Verhalten der Spezies *Oenothera Lamarckiana* ist augenblicklich ein vielumstrittener Gegenstand; nähere analytische Kulturen sind unbedingt notwendig, bevor hier völlige Klarheit vorliegen kann.

Auch andere Forscher haben Erscheinungen an gewissen anderen Pflanzenspezies gesehen, die mit den De Vriesschen *Oenothera*-Mutationen Analogien zeigen. So hat B. Lidforss ausgedehnte Experimente mit *Rubus*-Arten gemacht; unzweifelhaft sind auch hier sehr komplizierte Heterozygotenspaltungen im Spiele. Daß eine Kreuzung an sich — ganz abgesehen von Spaltungs- und Neukombinationserscheinungen — Störungen in den genotypischen Konstitutionen der beiden beteiligten Gameten hervorrufen könnte, ist a priori recht wahrscheinlich, läßt sich aber im speziellen sehr schwierig feststellen.

Mutationen in reinen Linien.

In reinen Linien hat man aber jetzt auch Fälle unzweifelhafter Mutation gesehen, so z. B. hat Nilsson-Ehle in verschiedenen kultivierten Haferlinien das Auftreten wildhaferähnlicher Individuen gesehen, nämlich Pflanzen, deren Spelzen kräftige Grannen und eigentümliche Behaarung haben, und deren Ähren eine deutliche „Ansatzschwiele" besitzen — ein Charakter, welcher den kultivierten Rassen fehlt. Diese „Mutanten" sind aber nicht mit wildem Hafer identisch, und von Bastardierung ist hier gar nicht die Rede.

Auch in meinem Bohnenmaterial sind in zweien der Linien wiederholt kleine Mutationen eingetreten, die sich u. a. auf die Dimensionen und Formen der Samen bezogen haben. Auch andere Forscher, Zoologen wie Botaniker, haben derartige „spontane" Mutationen gesehen, d. h. Mutationen, die ohne nachweisliche äußere Ursachen aufgetreten sind. Sie zeigen immer eine stoßweise Veränderung des Genotypus, und, soweit bis jetzt geprüft, ergibt die Kreuzung mit dem ursprünglichen Biotypus eine F_1-Generation, deren Gameten die gewöhnliche einfache Heterozygotenspaltung zeigen.

Derartige Mutationen sind vielleicht als Beispiele eines Verlustes irgendeines genotypischen Faktors aufzufassen; sicher kann dieses aber noch nicht entschieden werden. In allen Fällen sind diese Mutationen, wenn auch ganz deutlich „diskontinuierlich", doch so klein, daß ihnen eigentlich keine prinzipielle Bedeutung für das Verständnis des großen Evolutionsvorgangs im Laufe der Erdgeschichte zugeschrieben werden kann.

Künstlich ausgelöste Mutation.

Man hat nun aber auch versucht, die Organismen durch allerlei künstliche Beeinflussungen derart zu alterieren, daß ihre genotypische Konstitution affiziert werde. Derartige Versuche sind von zwei ganz verschiedenen theoretischen Ausgangspunkten unternommen worden. Erstens hat man schon längst, im Anschluß an die altherkömmliche Auffassung der Vererbung als Überführungsvorgang, zahlreiche „Akklimatations"- oder „Anpassungsexperimente" unternommen, um die früher als selbstverständlich angesehene Überführung der „persönlich erworbenen" Eigenschaften der Organismen auf ihre Nachkommen sicher nachzuweisen. Zweitens aber hat man Experimente vorgenommen, die ganz direkt auf eine Änderung der genotypischen Konstitution hinzielen. Ganz scharf sind diese beiden Experimentserien allerdings nicht zu trennen; denn die Klärung der Auffassungen ist erst ganz allmählich erfolgt.

Die erstgenannten Experimente wurden besonders zur Beleuchtung der Lamarckschen Auffassungen unternommen; die zuletzt genannten Experimente bezeichnen aber den vollen Durchbruch moderner Auffassung.

Lamarckismus.

Lamarck, der in der Jetztzeit so viel besprochene Vorläufer Darwins, nahm an, daß die durch Änderungen der Lebenslage geänderten Bedürfnisse, „Gewohnheiten" und „Wünsche" der Tiere eine wesentliche Veranlassung zur Änderung oder Neubildung von Organen in oder an ihnen sein werden. Für die Pflanzen nahm Lamarck dagegen eine direkt umbildende Einwirkung geänderter Lebenslage an; er sucht also eine Erklärung für das Tierreich und eine andere für das Pflanzenreich.

Beiden Hypothesen ist aber der Grundgedanke gemeinsam, daß solche persönlichen Eigenschaften oder Charaktere, welche die Organismen durch den Einfluß einer Lebenslageänderung erhalten, wie man sagt, „erworben" haben, auch bei den Nachkommen auftreten müssen, selbst wenn diese nicht der betreffenden Lebenslage ausgesetzt wurden.

Für die alte Auffassung des Wesens der Vererbung mußte dieses recht selbstverständlich sein; und Darwin war in späteren Jahren einig mit Lamarck, von dessen Vitalismus in bezug auf die Tiere abgesehen.

Weismanns Kritik.

Es gebührt Weismann das große Verdienst, den Augiasstall vermeintlich bestätigender Erfahrungen solcher „Vererbung erworbener Eigenschaften" völlig gereinigt zu haben, jedenfalls bis auf wenige zur Zeit Weismanns nicht genügend aufgeklärte Fälle. Selbst eifrige Anhänger der Lamarckistischen Anschauung räumen ein, daß die postulierte „Vererbung erworbener Eigenschaften" nicht sicher erwiesen ist. Wir brauchen darum nicht auf die vielen alten Angaben vermeintlich positiver Resultate einzugehen. Nur sei betont, daß Angaben über „erbliche Anpassung", z. B. verschiedener Kulturpflanzen an geänderte klimatische oder Bodenverhältnisse sich einfach dadurch erklären, daß die fraglichen Populationen Gemenge verschiedener Biotypen gewesen sind. Und daß verschiedene Lebenslagen den verschiedenen Biotypen der Population in sehr verschiedenem Grade förderlich bzw. ungünstig sein können, liegt auf der Hand — und ist auch jetzt an den mit dem Prinzip der reinen Linien arbeitenden Pflanzungszuchtanstalten — z. B. in Dänemark und in Schweden — längst klargelegt. Die noch immer oft zitierten alten Arbeiten Schübelers über gelungene Akklimatation der Gerste im nördlichen Norwegen haben schon dadurch jede Bedeutung verloren.

Die Meerschweinchen-Epilepsie.

Eine zweite Stütze der Lamarckistischen Auffassungen bildete die Brown-Séquardsche Angabe, daß epileptische und andere neuropathologische Erscheinungen, die an Meerschweinchen durch Beschädigungen des Zentralnervensystems hervorgebracht werden können, „erblich" seien. Hier sollte also die durch einen schweren operativen Eingriff „erworbene" ernstliche Störung der nervösen Konstitution des Tieres auf die Nachkommen „überführt" werden. Dieser Fall hat selbstverständlich ein sehr großes Interesse, handelt es sich ja doch um Spezialfragen, die auch für die menschliche Pathologie bedeutungsvoll sind. Und dementsprechend haben die Brown-Séquardschen

Versuche Dezennien hindurch lebhafte Diskussionen hervorgerufen. Verschiedene Experimentatoren haben die Angaben näher geprüft; bald konnten sie dieselben bestätigen, bald aber nicht, etwas Launisches war in der ganzen Sache. Ganz neuerdings aber ist wohl der Schlüssel des Rätsels gefunden. Nach den schönen Arbeiten von T. Graham Brown muß nämlich angenommen werden, daß hier gar nicht von Erblichkeit die Rede ist, aber — mirabile dictu — von einer Art „Tradition"!

Die durch die Operation neuropathisch affizierten Tiere haben nämlich neben anderen nervösen Abnormitäten die Neigung „erworben", ihre (gelähmten und gefühllosen) Zehen abzunagen. Und diese Neigung geht so weit, daß die Tiere auch die Zehen ihrer Jungen benagen. Diese Beschädigung aber ruft bei den Jungen ähnliche nervöse Zustände hervor, wie sie für die operierten Tiere charakteristisch sind. Wurden aber die Jungen rechtzeitig von dem Benagen der Eltern befreit, wurde keine „Überführung" der nervösen Abnormitäten gesehen.

Es ist sehr lehrreich, wie in dieser Weise eine Fehlerquelle, die sich leicht einschleicht, das Versuchsergebnis völlig umkehren kann. Dadurch werden ja die Widersprüche in der Literatur ganz verständlich. Durch die umfassenden, ebenfalls ganz neuen Arbeiten von Maciesza und Wrzosek war übrigens der Wert der Brown-Séquardschen Angaben schon sehr stark in Frage gestellt.

Überhaupt sind die Untersuchungen über Vererbung „erworbener" Eigenschaften im Lamarckschen Sinne sehr schwierig durchzuführen und die Resultate meistens zweideutig; das ganze experimentelle Material der Literatur ist eigentlich wenig wertvoll; wir werden darum nicht tiefer darauf eingehen.

Mutationen des Kartoffelkäfers.

Viel besser steht es mit den Arbeiten, die eine direkte Beeinflussung der genotypischen Konstitutionen betreffen. Wir können als einen besonders lehrreichen Fall die Resultate Towers erwähnen. Der genannte amerikanische Forscher arbeitete mit Koloradokäfern (*Leptinotarsa*), die u. a. verschiedenen Temperaturen ausgesetzt wurden. Wurden Puppen einige Zeit bei etwa 35° gehalten, so erhielten die nachher ausschlüpfenden voll entwickelten Käfer oft abweichende Färbung. Diese Abweichung wird aber nicht bei den Nachkommen gefunden; sie war also hier nur persönlich erworben. Wenn aber normalerwachsene Käfer der Hitze ausgesetzt wurden, blieben sie persönlich ungeändert, aber ihre Nachkommen zeigten — jedenfalls in großer Anzahl — die abweichende Färbung, und diese war nun fortan erblich.

Die Verwirklichung der neuen Färbung bei den Eltern persönlich wurde also nicht von einer entsprechenden genotypischen Änderung der in diesen Eltern sich später bildenden Gameten gefolgt. Und umgekehrt, die Beeinflussung der genotypischen Konstitution der in den reifen Käfern sich entwickelnden Gameten durch die Hitze kann ohne Änderung der fraglichen Beschaffenheit der Elterntiere sozusagen quer durch diese ausgeführt werden.

Würde man etwa meinen, die Eltern seien in bezug auf Farben und Muster einmal definitiv „fertig", in ihrem Inneren aber seien derartige Änderungen eingetreten, daß sie gewissermaßen eine andere Färbung repräsen-

tieren — und darum abgeänderte Nachkommen erhalten —, so würde man ganz im Irrtum sein. Die Sache verhält sich vielmehr so:

Die Weibchen der Koloradokäfer legen ihre Eier nicht auf einmal, sondern diese werden portionsweise, etwa in fünf wöchentlichen Perioden, reif. Waren nun die Käfer zeitweilig der Hitze ausgesetzt und hatten sie in dieser Zeit z. B. dreimal eine Portion Eier gelegt — aus welchen also viele genotypisch geänderte Junge sich entwickeln —, so ließ sie Tower unter normalen Bedingungen weiter leben. Die späteren Portionen der Eier, welche nunmehr gelegt wurden, ergaben lauter ungeänderte, normale Nachkommen. Die Hitze wirkt also direkt auf die Eier in einer bestimmten Entwicklungsphase, und zwar derart, daß die genotypische Konstitution geändert wird. Diese Wirkung ist aber nicht von einer entsprechenden Änderung der Konstitution der Eltern bedingt, wie die später gelegten „normalen" Eier deutlich illustrieren.

Die in solchen Experimenten in Frage kommenden äußeren Beeinflussungen können demnach entweder die Eier genotypisch ändern, oder es werden die Individuen persönlich — ohne Einfluß auf die genotypische Konstitution der embryonalen Gewebe — geändert. Durch Towers Resultate hat man erst recht eingesehen, daß die früher so oft behauptete „erbliche Umprägung" durch Beeinflussung des Körpers und „Überführung" der Umprägung auf die Gameten kaum existiert.

Nicht Umprägung durch Anpassung, sondern Mutation.

Eine sehr wichtige Pointe der Towerschen Resultate ist die Tatsache, daß die durch Hitze erhaltenen neuen Biotypen, mit den ursprünglichen gekreuzt, ein einfaches Mendelsches Verhalten zeigen, mit Spaltung in F_2 nach dem Schema 3 : 1. Hier liegen also künstlich erzeugte Mutationen vor, stoßweise genotypische Änderungen, bei welchen die Rede von besonderer „Anpassung" ganz irrelevant ist.

Die älteren Experimente E. Chr. Hansens mit Hefereinkulturen, in welchen durch Hitze das Vermögen der Sporenbildung verloren geht, gehören wohl auch als Beispiel hierher, und können jedenfalls nicht, wie es oft versucht worden ist, als Beispiele einer Hitzeanpassung aufgefaßt werden.

Eine Reihe verschiedener Forscher beschäftigt sich augenblicklich mit dem experimentellen Studium der Mutationen, und zwar mit reinen Kulturen als Ausgangspunkt. Es liegt in der Natur der Sache, daß hier besonders Pflanzenobjekte in Frage kommen. Man hat, wie schon oben angedeutet, nicht selten unter ganz normaler — oder jedenfalls anscheinend normaler — Lebenslage Mutationen bei sehr verschiedenen Objekten, von Bakterien bis zu höheren Phanerogamen, gesehen. Es scheint nun aber, daß extreme Einwirkungen, wie etwa Hitze, verschiedene Gifte u. a. m., diese „natürliche Neigung" zur Mutation ganz wesentlich erhöhen können. Ohne auf die Diskussion dieser ganz neuen Forschungsrichtung weiter einzugehen, sei nur angeführt, daß Elisabeth Schiemann mit dem allgemein vorkommenden Schimmelpilz *Aspergillus niger* sehr interessante Resultate erhielt. In normalen Kulturen traten selten — immerhin etwa in 0,5 Prozent der Fälle — Mutanten auf, während in Kulturen, die mit Kaliumbichromat behandelt waren oder die starker Hitze ausgesetzt

wurden, Mutationen in weit größerer Häufigkeit — etwa 4 Prozent — vorkamen. (Vgl. über „Dauermodifikation" den Art. Hartmann S. 294.)

Von einer experimentellen Beherrschung der Mutationserscheinungen sind wir noch sehr weit entfernt; die fraglichen äußeren Beeinflussungen müssen wohl gewissermaßen als auslösende Mittel aufgefaßt werden, durch welche eine in den betreffenden Organismen vorhandene mehr oder weniger große Labilität der genotypischen Konstitution erhöht wird. Hier sind offenbar noch vielversprechende Angriffspunkte der Forschung aufzufinden.

Die direkte Beeinflussung genotypischer Konstitutionen geeigneter Biotypen wird fortan ein wichtiges Programm der genetischen Forschung bilden. Wahrscheinlich wird eine gleichzeitige Wirkung von Kreuzungen und extremen Lebenslagefaktoren Störungen tieferer Art in den betreffenden Genotypen hervorrufen können, wodurch vielleicht anscheinend Ausnahmen von den Mendelschen Regeln auftreten werden. Verschiedene Experimente von Tower deuten darauf hin; es würde aber zu weit führen, diese Sache hier näher zu erklären.

Anpassungsversuche.

Dagegen mögen in Kürze die von Kammerer ausgeführten Experimente mit Kröten u. a. derartigen Tieren erwähnt werden. Diese Experimente sind im Lamarckischen Geiste ausgeführt und haben den Zweck, durch Anpassung an neue Lebenslagen erbliche Instinktveränderungen u. a. hervorzurufen. Angeblich ist solches auch gelungen; eine Kritik dieser Angaben wird hier nicht nötig sein, wir nehmen die Angaben als richtig an. Es dreht sich dabei aber kaum um anderes, als was wir in den Towerschen Experimenten fanden, also wohl um Mutationsauslösungen irgendwelcher Art. Die Hauptsache ist nämlich die, daß — ganz wie bei Tower und wie bei den spontan gefundenen Mutationen — eine Kreuzung des ursprünglichen Biotypus mit dem neugewonnenen zu ganz regelrechten Mendel-Erscheinungen führt.

Mendelismus und Lamarckismus unvereinbar.

Damit fällt aber begreiflicherweise sofort jede Lamarckistische Erklärung der Versuchsresultate. Denn die Spaltungserscheinungen bei den Heterozygoten bilden ja doch die allerklarste Illustration einer gänzlichen Unabhängigkeit der Gametenkonstitution von den im betreffenden elterlichen Körper persönlich realisierten Eigenschaften, wie es wohl zur Genüge aus unserem vierten Kapitel hervorgeht.

Die Mendelschen Erscheinungen einerseits und die durch das Prinzip der reinen Linien gewonnene Auffassung der Biotypenfestigkeit anderseits schließen ja — falls sie allgemeine Gültigkeit haben — den Lamarckismus vollständig aus. Durch „scheinbare" Vererbung ist aber noch Raum für eine Überführung von Eigenschaften oder Wiederauftreten elterlicher Charaktere bei den Nachkommen, ohne daß Vererbung in eigentlichem (genotypischem) Sinne dabei im Spiele ist; vgl. das sechste Kapitel.[1])

---

1) Die sog. „Mneme"-Lehre Semons braucht nicht von der Vererbungsforschung berücksichtigt zu werden. Sie gehört völlig den Gebieten der geistreichen Spekulation und der falschen Analogie an, indem Vererbung als eine Art „Gedächtnis" betrachtet wird. Wegen der vielfachen Diskussion der Sache sei sie hier aber doch genannnt.

Somit kennen wir — abgesehen von Neukombinationen nach Kreuzungen — nur einen Weg der Entstehung neuer Biotypen, und dieser Weg ist die Mutation. Alle bis jetzt gemachten Erfahrungen weisen auf solche diskontinuierliche Änderungen hin, die eine nicht zu verkennende Analogie mit den Änderungen chemischer Konstitutionen zeigen. Die beobachteten bzw. hervorgerufenen Mutationen sind aber samt und sonders relativ „klein", d. h. die Abweichungen vom ursprünglichen Biotypus sind so minimal, daß sie bis jetzt kaum etwas zum Verständnis der Evolution der Lebewesen auf der Erde beitragen können.

Rückblick. Genetik. 9. Rückblick. Die experimentelle Vererbungsforschung, die auch vielfach als „Genetik" bezeichnet wird, und die sich eigentlich erst im Laufe der letzten 15 Jahre kräftiger entwickelt hat, muß als eine fruchtbare Richtung der modernen Biologie anerkannt werden. Das betreffende Forschungsgebiet war unter der Herrschaft der mehr oder weniger dogmatischen Anschauungen der Deszendenztheorien lange ziemlich vernachlässigt — jedenfalls im Vergleich mit anderen Disziplinen physiologischer Forschung. Mit der sukzessiven Befreiung der Vererbungsforschung, einerseits von deszendenztheoretischen Spekulationen und andererseits von dem überwältigenden Einfluß der rein morphologischen Betrachtungsweise der Organismen, also mit der Emanzipation der Genetik als experimental-physiologische Forschung, hat eben eine neue Ära angefangen. Die Vererbungsforschung ist heute im ausgeprägten Grade analytisch und hat dabei neben positiven Ergebnissen eine recht weitgehende Kritik herkömmlicher Auffassungen gezeitigt.

Morphologisches Korrektiv. Die Auffassung der morphologischen und physiologischen Charaktere und Eigenschaften als Reaktionen der genotypischen Konstitution der betreffenden Organismen scheint mehr und mehr durchzudringen; jedoch ist dabei ein morphologisches Korrektiv vonnöten, wie hier ganz ausdrücklich eingeräumt werden soll. Und dieses Korrektiv dürfte besonders von der experimentellen Embryologie, der sog. „Entwicklungsmechanik" (vgl. den Artikel Laqueur), zu erwarten und zu erwünschen sein, im geringeren Grade wohl auch von der Zellenforschung. Denn die morphologischen Konfigurationen während der Teilungsvorgänge der Zellkerne, so interessant und suggestiv sie auch sein mögen, haben wohl eher den Charakter von Symptomen als von Ursachen des genetischen Geschehens, wie dies von seiten hervorragender Zytologen selbst zugegeben wird.

Jedenfalls haben die Gameten bzw. die durch die Befruchtung neu entstandene Zygote wie jede Zelle eine Struktur (vgl. die beiden Artikel Lidforss), die bei der Vererbungsforschung nicht unberücksichtigt bleiben kann. Die genotypische Konstitution wird kaum nur an die sichtbaren Zellkernelemente gebunden sein, sondern es muß vermutet werden, daß dabei auch andere Strukturelemente der Zelle im Spiele sind. Der kleinste entwicklungsfähige Teil eines Organismus besitzt stets, soweit wir wissen, eine morphologische Struktur, die unter allen Umständen als ein sehr wesentlicher Ausgangspunkt des Entwicklungsvorganges anzusehen ist. Daß aber die Differenzierung

Struktur.

der noch ganz jungen Zygote sehr wichtig für die Entwicklung des Individuums ist, geht aus vielen Experimenten hervor. So ist es längst von Rostafinsky erwiesen, daß Zygoten der Alge *Fucus vesiculosus* sehr wohl sich weiter entwickeln können, selbst wenn große Teile des Plasmakörpers entfernt werden — jedoch nur falls neben dem Zellkern alle konzentrischen Zonen des Plasmas in der beschädigten Zygote repräsentiert sind. Und ganz ähnliches ist von verschiedenen Forschern für tierische Zygoten gefunden. Dabei bleibt es aber eine völlig offene Frage, ob die nötige Repräsentation aller dieser Zonen nur eine Bedingung des Entwicklungsvorgangs ist oder ob differente genotypische Elemente in verschiedenen Zonen sich finden. Es wäre unnütz darüber jetzt zu diskutieren. Damit werden wir auch an die Grenze der Embryologie und Zytologie geführt — und diese Grenze kann hier nicht überschritten werden. (Weiteres hierüber enthält der botanische wie der zoologische Teil des Bandes Zellen- und Gewebelehre.)

Die Genetik der Jetztzeit hat nun zunächst eine Klärung der Konzeptionen über Vererbung mitgebracht. Wir trennen die Begriffe, die in der populären, landläufigen Auffassung der Vererbung konfundiert sind, nämlich erstens Vererbung im eigentlichen „genotypischen" Sinne, zweitens allerlei Übertragungsvorgänge und drittens Traditionserscheinungen verschiedener Art.

Vererbung.

Vererbung kann als Anwesenheit gleicher genotypischer Elemente (Gene) in Eltern und Nachkommen definiert werden. Nur bei Homozygoten ist — wenn wir geschlechtliche Fortpflanzung allein in Betracht ziehen — völlige Erblichkeit vorhanden, indem die genotypische Konstitution aller Kinder einer Homozygote (bzw. zweier isogener Homozygoten) gewöhnlich mit der genotypischen Konstitution der Eltern ganz übereinstimmt. Bei Heterozygoten wird aber diese Vererbung durch die eintretenden „Spaltungserscheinungen" gestört; hier kann nur eine partielle Erblichkeit realisiert werden; wodurch die oft so bunte Verschiedenheit der Nachkommen bedingt ist. Bei vegetativer Vermehrung wird aber im allgemeinen eine völlige Erblichkeit gefunden. In allen diesen verschiedenen Fällen kommen gelegentlich Mutationen, d. h. stoßweise Änderungen des Genotypus vor. Dadurch werden die Erscheinungen der Vererbung mehr kompliziert.

Spaltung.

Falsche Erblichkeit.

Übertragung und Tradition, die im sechsten Kapitel näher erwähnt wurden, sind mit Vererbung nicht zu verwechseln; sie können als Beispiele „falscher Erblichkeit" bezeichnet werden und sie betreffen nur die Phänotypen.

Phänotypen und Genotypen.

Während die Phänotypen, also die Erscheinungsformen der organischen Welt, verschiebbar und wechselnd sind, je nach der Lebenslage in der persönlichen Entwicklungsperiode, sind die Genotypen, also die Reaktionsnormen der Zygoten, fest, scharf definiert wie die Konstitutionen chemischer Gebilde — bis aus irgendeinem Grunde eine diskontinuierliche Konstitutionsänderung eintritt (Mutation bzw. Dissoziation, Zersetzung usw.).

Das Erkennen einer solchen Festheit oder scharfen Definierbarkeit genotypischer Konstitutionen, und somit auch die Auffassung, daß verschiedene Genotypen diskontinuierlich verschieden sein müssen — ganz wie differente

chemische Konstitutionen —, ist eine der allerwichtigsten theoretischen Errungenschaften der Genetik, eine Errungenschaft, die auf dem soliden „Dreifuß" der hier zusammentretenden experimentellen Erfahrungen über reine Linien, Kreuzungen und Mutationen ruht.

Die Reaktionen. Diskontinuierliche Unterschiede zwischen Genotypen müssen sich aber nicht immer als diskontinuierliche Unterschiede zwischen den entsprechenden Phänotypen manifestieren. Denn wenn auch z. B. zwei Reaktionsnormen als solche diskontinuiert verschieden sind, so können doch sehr oft viele ihrer Reaktionen völlig identisch sein. Es hängt dies von den äußeren Verhältnissen ab; mitunter müssen wir ja besondere Lebenslagefaktoren herbeischaffen, um die Unterschiede zwischen differenten Biotypen erkennen zu können, indem nicht alle Reaktionsmöglichkeiten bei jeder beliebigen Lebenslage realisiert werden, wie es schon im vorhergehenden erwähnt wurde. Das gleiche ist aber auch der Fall in bezug auf die Differenzen chemischer Konstitutionen, deren gegebene Diskontinuität sich durchaus nicht immer in den Reaktionen manifestiert. Nur die Gesamtheit aller Reaktionen unter den verschiedensten äußeren Verhältnissen gibt ein wahres Bild der genotypischen sowie der chemischen Konstitution; und in beiden Gebieten weisen die einzelnen Reaktionen, die Phänotypen, ganz allgemein kontinuierliche Übergänge auf.

Züchtungslehre. Als Grundlage für eine rationelle Züchtungslehre sowie für die Behandlung verschiedener medizinischer und sozialer Probleme kann die sich entwickelnde Genetik unzweifelhaft sehr viel leisten, mit gehöriger Berücksichtigung der hier als „falsche Erblichkeit" bezeichneten Erscheinungen der Übertragung und Tradition. In der Praxis des Lebens sind die in unserer Forschung streng auseinander zu haltenden Kategorien wirklicher und falscher Erblichkeit selbstverständlich nicht immer leicht scharf zu trennen. Die für die Menschen so äußerst wechselnden Lebenslage-, Erziehungs- und Traditionsfaktoren, in Verbindung mit der Tatsache, daß Menschen stets in sehr vielen Punkten heterozygot sind, machen die Studien über Vererbung, Rassenhygiene und Rassenverbesserung (Eugenik) der menschlichen Populationen sehr kompliziert und fast in entmutigender Weise schwierig.

Rassenhygiene.

Ein Umstand, der vielfach großen Schaden für ein richtiges Erkennen anrichtet, ist die immer und immer wiederkehrende Gleichstellung oder Konfusion der ganz realen, während jeder Entwicklung sicher nachweisbaren individuellen persönlichen Anpassung und Regulierung der speziellen Lebenslage gegenüber — deren näheres Studium Sache der Physiologie ist — mit allerhand vermeintlichen, bisher niemals mehr als erdachten „durch Vererbung fixierte Anpassungen". Es hängt diese merkwürdig viel verbreitete Unklarheit mit den lamarckistischen Vorstellungen zusammen; und sie ist eines der schwersten Symptome der verhängnisvollen Verwechslung oder Parallelisierung persönlicher Entwicklungsvorgänge (Ontogenese) mit dem vermeintlichen Verlauf einer „Stammesentwicklung" (Phylogenese) im Laufe der Erdgeschichte. (Vgl. den Artikel H. Spemann.)

Die Spekulationen über die Stammesgeschichte, mit anderen Worten die

„Deszendenz"theorien und -hypothesen liegen, wie schon in der Einleitung gesagt, außerhalb des Bereichs der Vererbungsforschung. Aber die genannten Spekulationen stützen sich — wenigstens angeblich — auf die Resultate der Vererbungsforschung sowie auf Paläontologie, vergleichende Anatomie usw.

Deszendenztheorien.

Die letzte Frage, die wir hier diskutieren sollen, ist nun diese: Kann die heutige Genetik der Deszendenzlehre wesentlich helfen?

Zunächst ist es völlig evident, daß die Genetik die Grundlage der Darwinschen Selektionslehre ganz beseitigt hat. Darwin stützte diese Lehre recht wesentlich auf die Resultate der zu seiner Zeit praktizierten „künstlichen" Selektion der Züchter, indem er — offenbar mit vollstem Recht — „natürliche" und „künstliche" Selektion als prinzipiell sehr wohl vergleichbar betrachtete. Und Darwins Selektionstheorie hat ja ihre sehr große geschichtliche Bedeutung gehabt. Indem aber, wie wir gesehen haben, Darwins theoretische Voraussetzungen in bezug auf Vererbung prinzipiell unrichtig waren, und indem ferner die ihm zu Gebote stehenden an und für sich richtigen Erfahrungen über Selektionserfolge wegen völlig fehlender Analyse überhaupt nicht richtig gedeutet werden konnten, findet die Darwinsche Selektionslehre absolut keine Stütze in der Genetik — und welche Stütze hätte sie sonst?

Ähnlich steht die Sache in bezug auf die Hypothesen, welche mit „erblicher Anpassung", „Vererbung erworbener Eigenschaften" u. dgl. Ideen in mehr oder wenig nahem Anschluß an Lamarcks Anschauungen operieren. Die Genetik hat hier absolut keine Tatsache aufgedeckt, die als Stütze derartiger Ideen dienen könnte.

Dagegen sind jetzt viele Beispiele von Mutationen bekannt, sowie auch von genotypischen Neukombinationen nach Kreuzung. Alle diese diskontinuierlichen „Typenänderungen" mögen ein gewisses prinzipielles Interesse für die Deszendenzlehre haben. Jedoch sind alle diese Änderungen so klein, daß sie kaum ein direktes Interesse für das Verständnis der größeren Züge einer Evolution beanspruchen können.

Das Evolutionsproblem.

In Wirklichkeit ist das Evolutionsproblem eigentlich eine ganz offene Frage. Die weitgehende Analogie der genotypischen Konstitutionen mit chemischen Konstitutionen suggeriert den Gedanken, daß eine Analogie auch in der Entstehungsweise der organischen — oder besser organistischen — und der chemischen „Typen" vorhanden sein mag. In diesem Falle aber wäre eine Evolution der Lebewesen nicht so fest mit der Vorstellung von bestimmten Deszendenzreihen zu verknüpfen, wie es bisher der Fall gewesen ist.

Auch sonst hat die Idee einer sehr polyphyletischen Herkunft der heutigen Familien, Gattungen und Arten, mehr und mehr Anhänger erworben; die früher in etwas zu leichter Weise unternommene Aufstellung von „Stammbäumen" hat dementsprechend stark abgenommen.

Es muß auch im Auge behalten werden, daß es gar nicht zu entscheiden ist, ein wie großer Teil der Evolution ganz unabhängig von Vererbung sein mag. Denn abweichende Lebenslage kann dem gleichen Biotypus ein sehr verschiedenes phänotypisches Gepräge aufdrücken. Vielleicht könnte eine solche Sach-

lage gewisse kontinuierliche Übergänge zwischen nahestehenden paläontologischen Formen erklären. Solche rein phänotypische Evolutionsvorgänge werden wohl nur sehr enge Begrenzung haben — ihre Existenz läßt sich weder nachweisen noch a priori leugnen: es wäre also eine — wenn auch sehr partielle — Evolution mit „falscher" Vererbung als mitspielendem Faktor, eine Evolution, die der sozialen Evolution mittels „Tradition" analog wäre!

Wie wenig also die Genetik positiv zur Deszendenztheorie beitragen kann — eigentlich nur den Nachweis sehr wenig weitgehender Mutationen sowie die Einsicht in die Neukombinationen bei den Heterozygoten-Nachkommen —, so hat sie dagegen eine recht starke kritische Position den Deszendenztheorien gegenüber. Sie mahnt eindringlichst zur größeren Vorsicht in der Benutzung veralteter landläufiger Auffassungen in bezug auf Vererbung. Es wäre gut, wenn alle Autoren der deszendenztheoretischen Literatur mit der modernen Genetik wirklich nähere Fühlung hätten. Darwin war von dem genetischen Wissen und Lehren seiner Zeit durchdrungen; darum mußte seine Selektionstheorie damals berechtigt erscheinen. Jetzt liegt die Sache ganz anders: Eine zeitgemäße Theorie der Evolution haben wir augenblicklich nicht!

Der Einfluß des Selektionsgedankens und der Lamarckschen Vorstellungen auf die ganze Denkweise der jetzigen Generation von Biologen läßt sich wohl nicht leicht eliminieren; und daß dieser Einfluß ein sehr starker gewesen ist, wird man in verschiedenen Artikeln auch dieses Bandes bemerken können.

Literatur.

Zusammenfassende Darstellungen der Vererbungslehre:

BATESON, W., 1914: Mendels Vererbungstheorien. Übersetzt von Alma Winckler.

BAUR, E., 1911: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre.

GOLDSCHMIDT, 1913: Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl.

HÄCKER, V., 1912: Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl.

JOHANNSEN, W., 1913: Elemente der exakten Erblichkeitslehre, einschließlich der biologischen Variationsstatistik. 2. Aufl.

In diesen Werken deutscher Sprache weitere Literatur.

Auswahl einiger der wichtigeren bzw. grundlegenden speziellen Arbeiten:

CORRENS, 1912: Selbststerilität und Individualstoffe. (Festschrift der medizin.-naturwissenschaftl. Gesellsch. zur 84. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Münster i. W.)

— und GOLDSCHMIDT, 1913: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin.

DARWIN, CH., 1868: Animals and Plants under Domestication.

EAST, ED. M. assistet by HAYES, H. K., 1912: Heterozygosis in evolution and in plant breeding. (U. S. Depart. of agric. Bureau of plant industry. Bulletin, 243.)

GALTON, 1889: Natural Inheritance.

HERIBERT-NILSSON, 1912: Die Variabilität der Oenothera und die Mutation. (Zeitschrift für induktive Abstammungslehre. 8.)

JENNINGS, H., 1908: Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. II. (Proceedings of the American Philosophical Society, 47, Nr. 190.)

JOHANNSEN, W., 1903: Über Erblichkeit in Populationen und reinen Linien.

MENDEL, GREGOR, (1865 u. 1869): Versuche über Pflanzenhybriden. (Am leichtesten in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 121 zugänglich.)

NILSSON-EHLE, 1909 u. 1911: Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I, II.

PEARL, 1912: The mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. (Americ. Naturalist, 46.)

— and SURFACE, F., 1910: On the Inheritance of the Barred Color Pattern in Poultry. (Arch. für Entwicklungsmechanik der Organismen, 30.)

SHULL, G. H., 1910: Hybridization methods in corn breeding. (Americ. Breeders Magazine, I.)

TSCHERMAK, E. v., 1900: Über künstliche Kreuzung von Pisum sativum. (Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Österreich, 3.)

TOWER, W. L., 1906: An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles. (Papers of the Station for Experimental Evolution . . . New York, No. 4, Washington.)

VILMORIN, 1886: Notices sur l'amélioration des plantes par le semis. (Nouvelle édition, Paris.)

DE VRIES, 1901: Die Mutationstheorie. 3.

WINKLER, 1912: Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena.

Ganz abweichend von den hier vertretenen Anschauungen ist das Werk von R. SEMON, 1912: Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Leipzig. Auch in den Schriften L. PLATES (z. B. „Vererbungslehre" 1913, welche übrigens interessante Daten über Menschen enthält) finden sich recht bedeutende Abweichungen von unseren Auffassungen, namentlich in bezug auf Selektion.

REGISTER.

Vollständigkeit in bezug auf Angabe der im Bande auftretenden systematischen Namen und deren Vorkommen in den verschiedenen Abhandlungen ist nicht angestrebt, nur das prinzipiell Wichtigste des großen Materials ist hier angeführt. Ähnliches gilt für Thema-Angaben bei den Autoren. Immerhin ist das Register so umfassend und spezialisiert, daß es seinen Zweck als Wegweiser des vorliegenden Bandes hoffentlich erfüllen kann. Lateinische Namen systematischer Gruppen sind *kursiv*, Autornamen gesperrt gedruckt.

A.

D.

G.

H.

I.

L.

N.

O.

Q.

R.

S.

W.

Druck von B. G. Teubner in Dresden.

Aus Natur und Geisteswelt

Jeder Band geh. M. 1.— | Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen aus allen Gebieten des Wissens | **in Leinwand geb. M. 1.25**

Jeder Band ist in sich abgeschlossen und einzeln käuflich. — Werke, die mehrere Bände umfassen, sind auch in einem Band gebunden vorrätig

Biologie. Zoologie.

Die Welt der Organismen. In Entwicklung und Zusammenhang dargestellt. Von Prof. Dr. K. Lampert. Mit 52 Abb. (Bd. 236.)

Allgemeine Biologie. Einführung in die Hauptprobleme der organischen Natur. Von Prof. Dr. H. Miehe. 2. Aufl. Mit ca. 40 Fig. (Bd. 130.)

Die Beziehungen der Tiere und Pflanzen zueinander. Von Prof. Dr. K. Kraepelin. 2. Aufl. 2 Bände auch in 1 Band gebunden. Band I: Die Beziehungen der Tiere zueinander. Mit 64 Abb. (Bd. 426.) Band II: Die Beziehungen der Pflanzen zueinander und zur Tierwelt. Mit 68 Abb. (Bd. 427.)

Experimentelle Biologie. Von Dr. C. Thesing. Mit Abb. 2 Bände auch in 1 Band gebunden. Band I: Experimentelle Zellforschung. (Bd. 336.) Band II: Regeneration, Transplantation und verwandte Gebiete. (Bd. 337.)

Einführung in die Biochemie. Von Prof. Dr. W. Löb. (Bd. 352.)

Abstammungslehre und Darwinismus. Von Prof. Dr. R. Hesse. 4. Aufl. Mit 37 Fig. (Bd. 39.)

Experimentelle Abstammungs- u. Vererbungslehre. Von Dr. H. Lehmann. (Bd. 379.)

Der Befruchtungsvorgang, sein Wesen und seine Bedeutung. Von Dr. E. Teichmann. 2. Aufl. Mit 7 Abb. u. 4 Doppeltafeln. (Bd. 70.)

Tierkunde. Eine Einführung in die Zoologie. Von weil. Privatdozent Dr. K. Hennings. Mit 34 Abb. (Bd. 142)

Tiere der Vorwelt. Von Prof. Dr. O. Abel. Mit 31 Abb. (Bd. 399.)

Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere. Von Prof. Dr. O. Maas. Mit 11 Karten und Abb. (Bd. 139.)

Zwiegestalt der Geschlechter in der Tierwelt (Dimorphismus). Von Dr. Fr. Knauer. Mit 37 Figuren. (Bd. 148.)

Die Fortpflanzung der Tiere. Von Prof. Dr. R. Goldschmidt. Mit 77 Abb. (Bd. 253)

Vergleichende Anatomie der Sinnesorgane der Wirbeltiere. Von Prof. Dr. W. Lubosch. Mit 107 Abb. (Bd. 282.)

Die Stammesgeschichte unserer Haustiere. Von Prof. Dr. C. Keller. Mit 28 Fig. (Bd. 252.)

Tierzüchtung. Von Dr. G. Wilsdorf. (Bd. 369.)

Die Milch und ihre Produkte. Von Dr. A. Reitz (Bd. 326.)

Der Kampf zwischen Mensch und Tier. Von Prof. Dr. K. Eckstein. 2. Aufl. Mit 51 Figuren. (Bd. 18)

Deutsches Vogelleben. Von Prof. Dr. A. Voigt. (Bd. 221.)

Vogelzug und Vogelschutz. Von Dr. W. R. Eckardt. Mit 6 Abb. (Bd. 218.)

Die Ameisen. Von Dr. Fr. Knauer. Mit 61 Figuren. (Bd. 94.)

Die Urtiere. Eine Einführung in die Wissenschaft vom Leben. Von Prof. Dr. R. Goldschmidt. 2. Aufl. Mit 43 Abb. (Bd. 160.)

Korallen und andere gesteinbildende Tiere. Von Prof. Dr. W. May. Mit 45 Abb. (Bd. 231.)

Das Meer, seine Erforschung und sein Leben. Von Prof. Dr. O. Janson. 3. Aufl. Mit 40 Abb. (Bd. 30.)

Das Süßwasser-Plankton. Von Prof. Dr. O. Zacharias. 2. Aufl. Mit 49 Abb. (Bd. 156.)

Das Aquarium. Von E. W. Schmidt. Mit 15 Figuren. (Bd. 335.)

Entwicklungsgeschichte des Menschen. Von Dr. A. Heilborn. Mit 60 Abb. (Bd. 388)

Bau u. Tätigkeit d. menschlich. Körpers. Von Prof. Dr. H. Sachs 3. Aufl. Mit 37 Abb. (Bd. 32.)

Die Anatomie des Menschen. Von Prof. Dr. K. v. Bardeleben 6 Bände. Mit zahlr. Abb. (Bd. 418—423.)
I. Teil: Zellen- und Gewebelehre. Entwicklungsgeschichte der Körper als Ganzes. 2. Aufl. Mit Abb. (Bd. 418)
II. Teil: Das Skelett. 2. Aufl. Mit Abb. (Bd. 419.)
III. Teil: Das Muskel- und Gefäßsystem. 2. Aufl. Mit Abb. (Bd. 420.)
IV. Teil: Die Eingeweide (Darm-, Atmungs-, Harn- und Geschlechtsorgane). 2. Aufl. Mit Abb. (Bd. 421.)
V. Teil: Nervensystem und Sinnesorgane. Mit Abb. (Bd. 422)
VI. Teil: Statik und Mechanik des menschlichen Körpers. Mit 20 Abb. (Bd. 423.)

Vom Nervensystem, seinem Bau und seiner Bedeutung für Leib und Seele in gesundem und krankem Zustande. Von Prof. Dr. R. Zander. 2. Aufl. Mit 27 Figuren. (Bd. 48.)

Herz, Blutgefäße und Blut und ihre Erkrankungen. Von Prof. Dr. H. Rosin. Mit 18 Abb. (Bd. 312.)

Die fünf Sinne des Menschen. Von Prof. Dr. J. K. Kreibig. 2. Aufl. Mit 39 Abb. (Bd. 27.)

Die krankheiterregenden Bakterien. Von Privatdozent Dr. M. Loehlein. Mit 33 Abb. (Bd. 307.)

Die Abwehrkräfte des Körpers. Eine Einführung in die Immunitätslehre. Von Privatdozent Dr. med. M. Kämmerer. Mit Abb. (Bd. 479.)

Das Mikroskop. Von Prof. Dr. W. Scheffer. Mit 99 Abb. 2. Aufl. (Bd. 35.)

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

